ISSN 0484 8578

Tome 42 1978. Fascicule 4

REVUE DE MYCOLOGIE

Directeur Roger HEIM Membre de l'Institut

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 rue Buffon, 75005 PARIS

Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

M.C. JANEX-FAVRE. – Formation et évolution des ascospores chez le *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fries : étude ultrastructurale 265

D. DIROL. – Étude in vitro de la colonisation et de la dégradation structurale du bois d'aubier de Pin sylvestre par la Mérule *Serpula lacrymans* Schum ex Fr. S. F. Gray. 277

C.V. SUBRAMANIAN & D. JAYARAMA BHAT. – Developmental morphology of Ascomycetes. III. *Monographella nivalis*. 293

M.F. ROQUEBERT. – Conidiogenèse et conidies chez *Spegazzinia tessarthra* (Berk. et Curt.) Sacc. 309

G. VIENNOT-BOURGIN. – Les Rouilles des *Medicago*. 321

M. LOCQUIN-LINARD. – Un nouvel Ascomycète coprophile de la famille des Sordariaceae : *Podospora minicauda* Faurel et Locquin-Linard. 341

D. THOUVENOT, B. ABILY & M. MOREAU. – Évaluation de la croissance fongique au cours du compostage du lisier de porc. 347

o
o o

Les Champignons : objets sacrés ou sataniques, par Roger HEIM 359

«Les Champignons toxiques et hallucinogènes», par G. Becker 365

Analyses bibliographiques 369

Table du Tome 42 373

Les manuscrits doivent être adressés à Madame M. F. ROQUEBERT, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

Tr 1356

REVUE
DE
MYCOLOGIE

Directeur : Roger HEIM

TOME QUARANTE DEUX

1978

COMITÉ DE LECTURE

MM. BOIDIN J. (Lyon), CAILLEUX R. (Paris), Mme CHARPENTIÉ M.J. (Paris), MM. GAMS W. (Baarn, Hollande), JOLY P. (Paris), MANGENOT F. (Nancy), MOUCHACCA J. (Paris), Mme NICOT J. (Paris), M. PEGLER D.N. (Kew, G. B.), Mme PERREAU J. (Paris), Mme ROQUEBERT M.F. (Paris), M. SUTTON B.C. (Kew, G.B.)

ADMINISTRATION : Mme LOCQUIN-LINARD M. et M. ZAMBETTAKIS Ch.

Copyright © 1978. *Revue de Mycologie*

Éditeur : A.D.A.C.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

REVUE DE MYCOLOGIE

CONTENTS

(Tome 42, Fasc. 4, 1978)

M.C. JANEX-FAVRE. – Ascospores formation in *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fries. 265

D. DIROL. – In vitro deterioration of *Pinus sylvestris* wood, by *Serpula lacrymans* Schum ex Fr. S.F. Gray. 277

C.V. SUBRAMANIAN & D. JAYARAMA BHAT. – Developmental morphology of Ascomycetes. III. *Monographella nivalis*. 293

M.F. ROQUEBERT. – Conidiogenesis and conidia of *Spegazzinia tessarthra* (Berk. et Curt.) Sacc. 309

G. VIENNOT-BOURGIN. – Rusts on *Medicago*. 321

M. LOCQUIN-LINARD. – A new Ascomycete from dung: *Podospora minicauda* Faurel et Locquin-Linard (Sordariaceae). 341

D. THOUVENOT, B. ABILY & M. MOREAU. – Microfungi development on porcine manure compost. 347

o
o o

Les Champignons: objets sacrés ou sataniques, by Roger HEIM 359

«Les Champignons toxiques et hallucinogènes», by G. Becker 365

Bibliography. 369

Index of volume 42 373

Source : MNHN, Paris

FORMATION ET ÉVOLUTION DES ASCOSPORES CHEZ LE DIATRYPE DISCIFORMIS (HOFFM.) FRIES :

Étude Ultrastructurale

par M.C. JANEX-FAVRE *

RÉSUMÉ. — Chez le *Diatrype disciformis* une vésicule ascale classique intervient lors de la formation des ascospores. Elle est délimitée par des évaginations du plasmalemme ascal; produites au niveau de la zone sporogène, dans une partie annulaire épaissie de la paroi, elles sont parallèles à celles-ci et confluent entre elles.

L'évolution de la paroi ascosporale, composée à maturité de quatre couches superposées, a été suivie.

SUMMARY. — An ascus vesicle occurs in the delimitation of ascospores in *Diatrype disciformis*. It derives from ascus-plasmalemma evaginations which form in an annular thickened area of the inner part of the ascus wall, around the sporogenous area, and fuse together.

At the final stage of maturation the ascospore wall is differentiated into four layers, whose formation is described.

Le mécanisme de la formation des ascospores a donné lieu à plusieurs théories et en dépit des données fournies par les études en microscopie électronique l'ascosporogénèse reste mal comprise. Chez les Eu-Ascomycètes, elle semble faire intervenir, dans la grande majorité des cas étudiés, à l'exception des Truffes (JANEX-FAVRE et PARGUEY-LEDUC, 1976, PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1977), une vésicule ascale, mais l'origine et la nature de celle-ci, d'ailleurs diversement dénommée selon les auteurs, sont encore très mal connues et controversées. Nous présentons ici les résultats d'observations effectuées, en microscopie électronique, au cours d'une étude cytologique des asques du

* Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Cryptogamie, 9, Quai Saint-Bernard - F 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

Diatrype disciformis, et concernant la formation et l'évolution de la paroi des ascospores.

Celles-ci ont été effectuées sur des asques fixés par le glutaraldéhyde à 6,25%, puis post-fixés dans du tétroxyde d'osmium à 1% et inclus dans la résine de SPURR. Les coupes ultra fines ont été, les unes contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, les autres traitées par la technique de THIERY (1967) pour la mise en évidence des polysaccharides (1).

LES STADES ANTÉRIEURS A L'ASCOSPOROGENESE

Au stade uninucléé, l'asque du *Diatrype disciformis* est très allongé (60-70μm) et claviforme. Sa partie inférieure forme un pédicelle (diam. moyen: 3μm) long et effilé vers le bas. Sa partie supérieure, renflée en massue (diam: 4,5μm), est aplatie au sommet.

Le noyau de fusion, diploïde, est localisé à la base du renflement. Il est entouré par une zone peu étendue de cytoplasme dense, granuleux. De part et d'autre de cette zone, vers le haut comme vers le bas de l'asque, le cytoplasme contient au contraire de nombreuses et petites vacuoles.

De forme d'abord sphérique, le noyau se lobe progressivement. Il émet en direction de la paroi des becs étroits (fig. 1 et schéma A) qui tendent ensuite à s'orienter parallèlement à celle-ci. Ensuite, il s'aplatit, perpendiculairement à la paroi (fig. 2), puis il se divise, et l'on observe successivement deux, quatre (fig. 3) et finalement huit noyaux, répartis en deux séries parallèles.

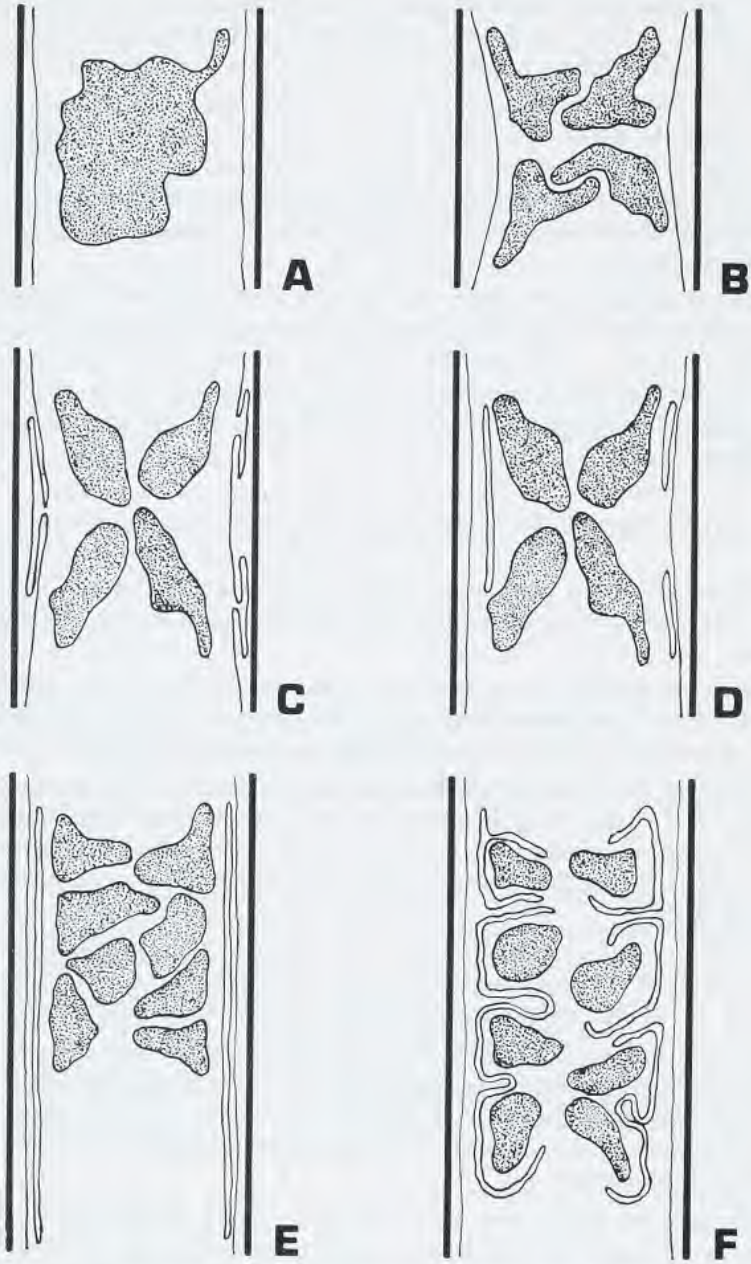
Corrélativement à ces divisions, la zone, non vacuolisée, qui contient les noyaux s'épaissit progressivement, dans le sens vertical, et la couche interne de la paroi qui l'entoure subit des modifications (fig. 4 et schéma B). Cette couche s'épaissit en direction centripète et sa face interne devient fortement convexe vers l'intérieur. En même temps, sa texture fibrilleuse devient de plus en plus lâche. Le plasmalemme émet à ce niveau de très petites vésicules qui tendent à s'en détacher. La couche externe de la paroi demeure, par contre, rectiligne et inchangée.

LA FORMATION ET L'ÉVOLUTION DE LA VÉSICULE ASCALE

Au niveau de la zone qui contient les noyaux et va devenir la zone sporogène, le cytoplasme émet en plusieurs points des évaginations en forme de langues étroites qui se développent dans la couche interne épaissie de la paroi. Ces langues cytoplasmiques, souvent produites en face d'un bec nucléaire (fig. 5 et schéma C) s'allongent, les unes vers le haut, les autres vers le bas de l'asque, et parallèlement à la paroi (fig. 6). Elles finissent par se souder entre elles et délimitent alors une vésicule ascale composée de deux feuillets (schéma D).

(1) Nous tenons à remercier chaleureusement pour leur collaboration technique, N. JAMPSIN et C. FOURNIGAULT.

Source : MNHN, Paris



Schémas A à F: l'ascosporogenèse et les stades antérieurs chez le *Diatrype disciformis*. (voir explications dans le texte).

Source : MNHN, Paris

D'abord discontinue (fig. 7), cette vésicule ascale a, au terme de son développement, la forme d'un manchon, concentrique à la paroi, dont elle demeure séparée par une mince lame cytoplasmique. Relativement étendue vers le bas, en direction du pied de l'asque, elle dépasse rarement, vers le haut, la zone nucléaire, qui continue à s'épaissir verticalement (fig. 8 et schéma E).

Les deux feuillets de la vésicule ascale proviennent de replis du plasmalemme et présentent la même réactivité que lui au test de Thiéry (fig. 7 à 9). En outre, on y trouve de petites vésicules, émises antérieurement par le plasmalemme, et dont la production s'est poursuivie. Ces vésicules s'organisent en tubules lâchement enchevêtrés, qui sont particulièrement abondants à proximité des noyaux (fig. 9).

Une fois que les huit noyaux sont formés, la vésicule ascale s'invagine entre les noyaux successifs (fig. 10). Chaque invagination se rompt lorsqu'elle dépasse le noyau le plus proche (fig. 11); chacune des branches ainsi individualisées continue à s'allonger et entoure ce noyau, ainsi qu'une mince zone cytoplasmique (fig. 12 et schéma F). Pour ce mécanisme la totalité de la vésicule ascale est utilisée.

LA DÉLIMITATION DES ASCOSPORES ET L'ÉVOLUTION DE LEUR PAROI

Les huit ascospores se trouvent délimitées lorsque les branches de la vésicule ascale ont conflué entre elles. Elles conservent la disposition bisériée des noyaux (fig. 13).

Les jeunes ascospores présentent une forme très contournée; un lobe bien marqué épouse étroitement le bec nucléaire décrit plus haut (fig. 14). Par la suite le noyau, puis l'ascospore elle-même tendent à s'arrondir (fig. 15).

Les ascospores, devenues globuleuses, sont pourvues d'un volumineux noyau. Leur paroi, d'épaisseur irrégulière, conserve l'aspect de la vésicule ascale dont elle est issue. Le feuillet interne forme le plasmalemme sporal. Dans l'espace qui le sépare du feuillet externe sont toujours visibles les tubules décrits plus haut (fig. 16).

Ensuite la paroi sporale s'épaissit, d'une façon toujours irrégulière, et donne une périspore dans laquelle apparaît, à côté des tubules, un réseau fibrilleux lâche (fig. 17). Le feuillet qui limite extérieurement la périspore constitue l'ectospore.

Au stade suivant s'opèrent diverses modifications. A l'intérieur de la paroi sporale, le corps sporal perd sa forme globuleuse et devient ellipsoïdal. Un dépôt granuleux, très réactif au test de Thiéry, s'accumule sur les fibrilles réticulées de la périspore, ainsi qu'en une couche relativement régulière, à faible distance du plasmalemme sporal (fig. 18).

L'allongement de la spore s'accentue (fig. 19) et, au stade final, elle prend une forme allantoïde. La périspore, toujours irrégulièrement boursouflée tout autour de la spore, conserve sa texture, mais près du plasmalemme sporal s'est poursuivi le dépôt d'une substance granuleuse, qui forme une épispore continue, dense aux électrons. Entre cette épispore et le plasmalemme se trouve ainsi délimitée l'endospore, mince et faiblement opaque aux électrons.

Source : MNHN, Paris

Par la suite, les fibrilles de la périspore disparaissent progressivement, de l'intérieur (fig. 20) vers l'extérieur (fig. 21). Le corps sporal, revêtu de l'endo- et de l'épispore, se rétracte à l'intérieur de la périspore, ce qui lui donne un contour profondément digité sur les coupes transversales.

CONCLUSIONS

1. Chez le *Diatrype disciformis*, une vésicule ascale intervient, de façon classique, lors de la délimitation des ascospores. Elle est formée de deux feuillets, qui sont de même nature que le plasmalemme. Cette observation concorde avec celles de GRIFFITHS chez l'*Hypoxylon rubiginosum* (1968), CAMPBELL chez le *Lophodermella sulcigena* (1973) et STIERS chez le *Poronia punctata* (1974).

Par contre, le mode de formation de la vésicule ascale semble original. Il se produit d'abord, autour de la zone nucléaire de l'asque, un épaississement annulaire de la couche interne de la paroi de celui-ci. Ensuite, dans cet épaississement, probablement après une induction émanant des becs nucléaires, le plasmalemme produit de minces évaginations parallèles à la paroi. En se réunissant, ces évaginations forment la vésicule ascale.

Les auteurs cités plus haut ont observé, comme nous, une similitude d'aspect entre les feuillets de la vésicule ascale et le plasmalemme. STIERS précise qu'ils ont en outre le même trajet sinueux. CAMPBELL et GRIFFITHS montrent l'existence de continuités entre le plasmalemme et les feuillets de la vésicule ascale; d'après ce dernier auteur, celles-ci indiqueraient que le plasmalemme forme des invaginations, et non des évaginations, comme chez le *Diatrype*.

L'ascosporogénèse se déroule ensuite suivant le processus classique : la vésicule ascale se lobe et entoure progressivement chacun des huit noyaux; elle délimite ainsi les huit ascospores.

2. La paroi des ascospores du *Diatrype disciformis* comprend quatre couches développées, selon la règle, entre les deux feuillets de la vésicule ascale. Ce sont, en partant du plasmalemme :

- l'endospore, mince, tardivement délimitée;
- l'épispore, un peu plus épaisse et dense aux électrons;
- la périspore, très épaisse et irrégulière. De formation précoce, elle contient un réseau lâche de fibrilles où s'accumule un dépôt dense aux électrons et fortement réactif au test de Thiéry; ce réseau disparaît progressivement;
- l'ectospore, dérivée du feuillet externe de la vésicule ascale.

Par la présence de ces quatre couches, et la texture réticulée de la périspore, la paroi ascosporale du *Diatrype disciformis* rappelle celle de certains autres Ascomycètes, notamment le *Leptosphaerulina australis* (FURTADO et OLIVE, 1970 a), *le Sordaria fimicola* (id., 1970b), les *Sepultaria arenosa* et *tenuis* (MERKUS, 1974) et le *Sclerotinia sclerotiorum* (chez lequel toutefois CODRON, 1974, nomme exospore la couche différenciée entre la périspore et l'endospore).

Source : MNHN, Paris

Sur certains points, la ressemblance avec ces diverses espèces est particulièrement précise : ainsi, la formation de l'épispore résulte, chez le *Diatrype* comme chez le *Sepultaria arenosa* de la condensation des granules de la périspore à la surface de l'endospore. Par ailleurs, les tubules présents dans la paroi des jeunes ascospores du *Diatrype* rappellent, d'une part les tubules, semblables à des lomasomes, que SCHRANTZ (1966) a observés dans la jeune paroi ascosporale du *Pustularia cupularis*, et d'autre part les tubules périsporiques récemment décrits chez le *Placoasterella baileyi* par TYSON et GRIFFITHS (1976). Ces derniers n'apparaissent toutefois qu'au moment du dépôt de l'épispore, au lieu d'être présents dans la paroi sporale encore indifférenciée.

Plusieurs différences paraissent pourtant exister avec les espèces citées plus haut. Les unes sont peu importantes : elles ont trait par exemple au tracé, plus ou moins sinueux, de l'ectospore, à la structure, stratifiée ou non, de l'endospore et de l'épispore, à la persistance plus ou moins durable, de la périspore. Une différence plus importante concerne l'ordre de formation des diverses couches : ainsi, alors que chez le *Diatrype* et le *Sclerotinia* l'endospore se trouve simplement délimitée lors de la différenciation des couches plus externes, elle est la première formée chez les autres espèces.

BIBLIOGRAPHIE

CAMPBELL R., 1973 – Ultrastructure of asci, ascospores and spore release in *Lophodermella sulcigena* (Rostr.) v. Hön. *Protoplasma* 78 : 69-80.

CODRON D., 1974 – Étude ultrastructurale de quelques points du développement des asques du *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary. *Ann. Sci. Nat., Bot. Paris* 15, 12ème série : 255-276.

FURTADO J.S., OLIVE L.S., 1970a – Ascospore discharge and ultrastructure of the ascus in *Leptosphaerulina australis*. *Nova Hedwigia* 19 : 799-810.

FURTADO J.S., OLIVE L.S., 1970b – Ultrastructure of ascospore development in *Sordaria fimicola*. *J. Elisha Mitchell* 86 : 131-138.

GRIFFITHS H.B., 1968 – The structure of the Pyrenomycete ascus. Thesis, Liverpool.

JANEX-FAVRE M.C., PARGUEY-LEDUC A., 1976 – La formation des ascospores chez deux Truffes : *Tuber rufum* Pico et *Tuber aestivum* Vitt. (Tubéracées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 283 : 1173-1175.

MERKUS E.M., 1974 – Ultrastructure of the ascospore wall in Pezizales (Ascomycetes) II - Pyronemataceae sensu Eckblad. *Persoonia* 8 (1) : 1-22.

PARGUEY-LEDUC A., JANEX-FAVRE M.C., 1977 – L'organisation des asques de deux Truffes : *Tuber rufum* Pico et *Tuber aestivum* Vitt. *Rev. Mycol.* 41 : 1-32.

SCHRANTZ J.P., 1966 – Contribution à l'étude de la formation de la paroi sporale chez *Pustularia cupularis* (L.) Fuck. *C. R. Acad. Sc. Paris* 262 : 1212-1215.

STIERS D.L., 1974 – Fine structure of ascospore formation in *Poronia punctata*. *Can. J. Bot.* 52 : 999-1003.

THIERY J.P., 1967 – Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscopie* 6 : 987-1018.

TYSON K., GRIFFITHS D.A., 1976 – Developmental morphology and fine structure of

Source : MNHN, Paris

Placoasterella baileyi. II. Ascus and ascospore development. *Trans. Br. mycol. Soc.* 66 (2) : 263-279.

EXPLICATIONS DES FIGURES

Sauf indication contraire, les figures présentent des portions d'asques coupés longitudinalement. Échelle : 0,5 μm.

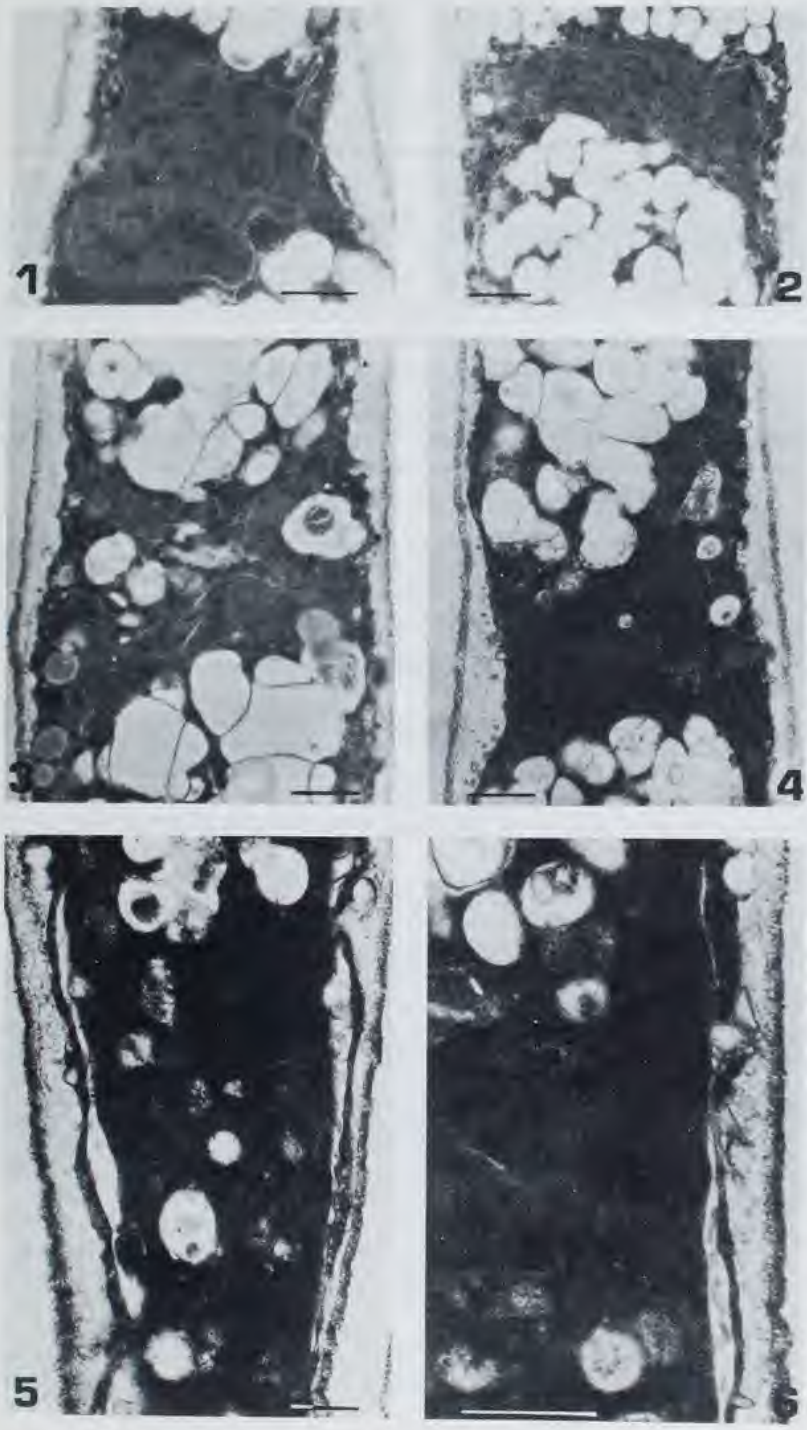
Fig. 1 à 6 — Stades antérieurs à l'ascosporogénèse et formation de la vésicule ascale. 1: Noyau de fusion lobé, avec un bec étroit émis en direction de la paroi. 2: Noyau de fusion aplati, avec becs orientés parallèlement à la paroi. 3: Stade à quatre noyaux, à disposition bisériée. 4: Épaississement annulaire de la couche interne de la paroi autour de la zone nucléaire. 5: Formation de la vésicule ascale : développement de langues cytoplasmiques par évaginations du plasmalemme au niveau de l'épaississement annulaire de la paroi. 6: Détail montrant la jonction de deux évaginations. (coupes contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb).

Fig. 7 à 10. — Formation et évolution de la vésicule ascale. 7: Coupe transversale d'un asque, au niveau de la vésicule ascale, encore discontinue. 8: Vésicule ascale développée autour de la zone nucléaire et de la région vacuolisée située au-dessous. 9: Portion de vésicule ascale contenant de nombreux tubules enchevêtrés. Noter la similitude d'aspect entre le plasmalemme et les deux feuillets de la vésicule. 10: Invagination de la vésicule ascale entre les noyaux. (fig. 7 à 9: technique de Thiéry; fig. 10: uranyle-plomb).

Fig. 11 à 15 — Délimitation des ascospores. 11: Détail d'une invagination de la vésicule ascale, rompue à proximité du pôle interne d'un noyau. 12: Invaginations profondes de la vésicule ascale, dont les branches tendent à entourer chacun des noyaux et le cytoplasme adjacent. 13: Jeunes ascospores, en disposition bisériée, peu après leur délimitation. 14: Jeunes ascospores, de forme contournée et lobée. 15: Ascospore un peu plus âgée, de forme plus arrondie et à noyau globuleux. (fig. 11 et 15: technique de Thiéry; fig. 12 à 14: uranyle-plomb).

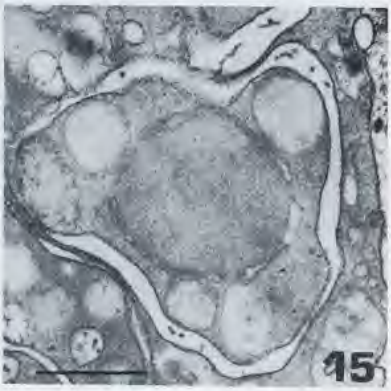
Fig. 16 à 21 — Évolution de la paroi des ascospores. 16: Ascospore globuleuse, dont la paroi présente encore l'aspect de la vésicule ascale. 17: Ascospore plus âgée, avec périspore boursouflée limitée par l'ectospore et contenant, à côté des tubules de la vésicule ascale, un lâche réseau fibrilleux. 18: Ascospore présentant dans sa paroi un dépôt de granules très réactifs au test de Thiéry sur les fibrilles réticulées de la périspore et en une couche discontinue à faible distance du plasmalemme. 19: Ascospore allongée, légèrement allantoïde, avec paroi différenciée en quatre couches. 20: Coupe transversale d'une ascospore sub-adulte montrant les quatre couches de la paroi et la disparition des fibrilles dans la partie interne de la périspore. 21: Coupe transversale d'une ascospore adulte, montrant la rétraction du corps sporal et des couches internes de la paroi à l'intérieur de la périspore, encore légèrement fibrilleuse dans sa partie externe. (fig. 16 et 18: technique de Thiéry; fig. 17, 19, 20 et 21 : uranyle-plomb).

Source : MNHN, Paris

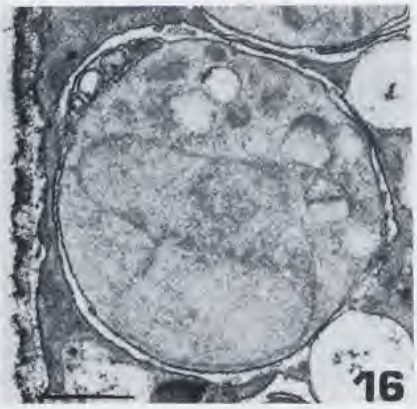


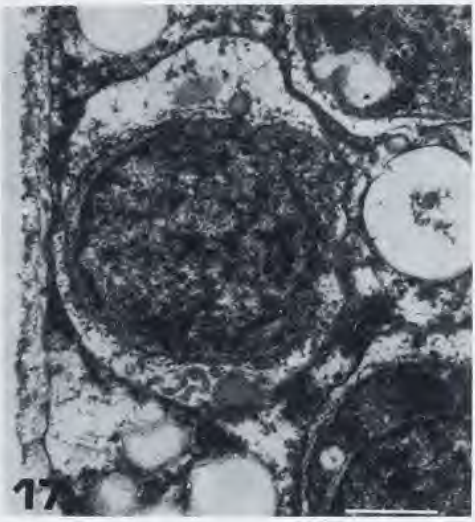
Source : MNHN, Paris

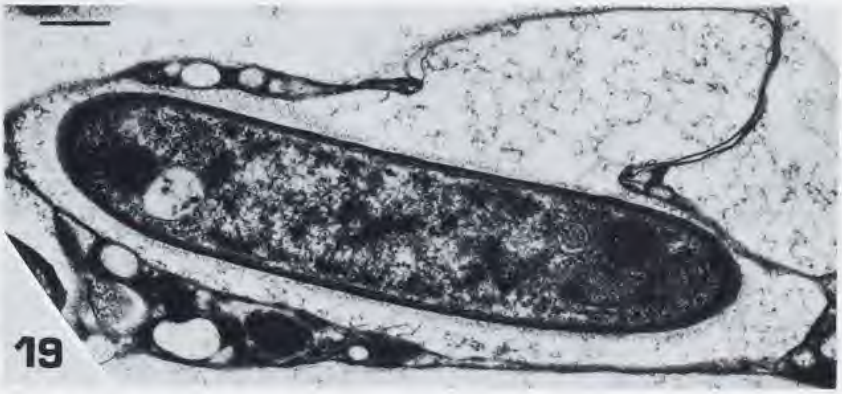
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris







Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Étude in vitro de la colonisation et de la dégradation structurale du bois d'aubier de Pin sylvestre par la MÉRULE: SERPULA LACRYMANS Schum ex Fr. S. F. Gray

D. DIROL *

RÉSUMÉ. — La dégradation de la paroi cellulaire du bois d'aubier de Pin sylvestre par la Mérule, agent de pourriture cubique brune, est étudiée après des périodes d'exposition à ce champignon variant de deux à douze semaines. L'observation microscopique du bois montre que les hyphes de Mérule colonisent rapidement le plan ligneux et que simultanément, l'altération de la paroi cellulaire a lieu dès les premiers stades. La dégradation n'est pas progressive, elle est constatée très irrégulièrement tant dans le plan ligneux considéré, que dans la trachéide de Pin prise isolément. L'action enzymatique des hyphes se produit à distance entraînant une dissolution irrégulière des différentes couches de la paroi. L'étude de l'altération de la paroi est faite au microscope électronique à balayage.

SUMMARY. — The degradation of scots pine sapwood cell walls by *Serpula lacrymans*, a brown rot fungus, is observed after various periods of exposure from two weeks to twelve weeks. The observation by microscopy shows that the hyphae of *Serpula* rapidly invade the wood tissues as cell wall degradation starts. That deterioration is not gradual, it is observed to be very irregular as well within the whole of the tissues as within one single tracheid considered alone. The enzymatic action occurs at a distance from the secreting hyphae, causing an irregular desintegration of the various layers of the wall. The degradation of the wall is observed and analysed by scanning electron microscopy.

INTRODUCTION

La Mérule: *Serpula lacrymans* (Schum ex Fr. S. F. Gray): *Gyrophana lacrymans* (Wulf) Pat: *Merulius lacrymans* Schum ex Fr. est un champignon lignivore utilisant pour sa nutrition les composés cellulosiques de la paroi cellu-

* Laboratoire de Mycologie, Centre Technique du Bois, 10 avenue de Saint-Mandé, 75012 Paris.

Source : MNHN, Paris

laire: Il est connu pour ses actions dévastatrices dans les habitations. Il appartient à la classe des Basidiomycètes, responsable de pourriture cubique brune. Il dégrade particulièrement les bois résineux mais son champ d'action s'étend également aux bois feuillus. Dans un but de lutte contre cet organisme, sa physiologie a été bien étudiée (COGGINS 1976), cependant la dégradation ultrastructurale du bois par le champignon, comparativement à d'autres agents de pourriture cubique, est moins connue.

Ce travail fait suite à l'étude de la dégradation du bois de Hêtre par *Coriolus versicolor*, responsable de pourriture fibreuse blanche (voir Revue de Mycologie, Tome 40 (1976) p. 295-315) dans le cadre d'une étude de l'attaque du bois par divers champignons responsables chacun de pourriture de types différents.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

La méthode est la même que celle utilisée lors de l'étude citée précédemment. L'essence de bois choisie est le Pin sylvestre (aubier): *Pinus sylvestris* (L.). Six cubes stériles sont exposés à la culture de Mérule dans un même flacon, les périodes de confrontation avec ce champignon s'échelonnant entre deux et douze semaines.

Les coupes microscopiques effectuées dans ces cubes sont colorées selon la méthode de CARTWRIGHT. Les observations sont effectuées en microscopie optique puis électronique à balayage.

3. ENVAHISSEMENT DU PLAN LIGNEUX

La colonisation des éléments du bois de Pin sylvestre est effective après deux semaines de confrontation avec le mycélium de Mérule. C'est le parenchyme des rayons, au niveau du bois final plus particulièrement, qui présente le taux d'occupation le plus important (Pl. I, A). Dans ce tissu, les communications intercellulaires se font par de grandes ponctuations simples de type pinoïde en forme de «fenêtre». Elles constituent d'excellentes voies de passage pour les filaments mycéliens. Les hyphes pénètrent ensuite dans les trachéides transversales situées en marge du parenchyme des rayons par l'intermédiaire de petites ponctuations aréolées (Pl. I, B). Depuis les rayons ligneux, les hyphes se répartissent plus ou moins uniformément dans les trachéides verticales où elles effectuent un trajet longitudinal. Ce passage de fibre en fibre est permis par le franchissement dans le lumen (Pl. I, C et D) des ponctuations aréolées inter-trachéides (Pl. I, F).

L'envahissement du plan ligneux correspondant à la phase passive de l'attaque du champignon, est lié étroitement à la structure anatomique du bois. Si les substances nutritives contenues dans les cellules de parenchyme des rayons de l'aubier provoquent un tropisme sur les filaments mycéliens, les grosses ponctuations des champs de croisement en facilitent l'accès. La concentration particulière des hyphes dans le bois final peut s'expliquer par la présence de

Source : MNHN, Paris

canaux résinifères à ce niveau. Ces canaux, dont le diamètre est compris entre 100 et 150 μm, sont également de bonnes voies de passage. D'autre part, on sait depuis longtemps que la proportion de ponctuations aréolées ouvertes est plus importante dans le bois final que dans le bois initial. Enfin, les trachéides du bois contenant plus de cellulose que celles du bois initial, il est fort probable que ce champignon cellulolytique s'installe préférentiellement à ce niveau.

Si cette colonisation du plan ligneux se fait rapidement, l'observation d'une surface de coupe importante montre une très grande irrégularité dans la répartition des hyphes dans le bois; certaines plages du plan ligneux en sont exemptes (Pl. I, C).

Après quatre semaines d'exposition, les champignons sont moins nombreux. La phase passive d'installation des hyphes dans le bois est donc rapide et les manifestations de la dégradation active atteignant la paroi cellulaire elle-même apparaissent déjà à ce premier stade. Il n'y a pas de transition entre les deux phases. Cette constatation faite in vitro laisse à supposer que dans la nature, la phase active intervient simultanément à la colonisation du bois.

4. OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE OPTIQUE ET ÉLECTRONIQUE DES ALTERATIONS ULTRASTRUCTURALES DE LA PAROI CELLULAIRE

A. Dissociation rapide du tissu ligneux :

Après deux semaines d'exposition, la microscopie optique montre que les parois cellulaires ont déjà perdu leur intégrité. En effet, des fissures très rapprochées apparaissent dans les parois des trachéides du bois final (Pl. II, A). La microscopie électronique à balayage montre les zones de rupture dans la paroi, perpendiculaires à l'axe de la fibre (Pl. II, B). Ces fissures avaient déjà été observées par SCHULZE et THEDEN en 1938. Simultanément à l'apparition de ces craquelures, la dissociation du tissu commence; des séparations cellulaires au niveau de la lamelle moyenne sont bien visibles, que ce soit dans le sens longitudinal ou dans le sens transversal.

Souvent, ces dislocations s'accompagnent de formation de «brèches» dans le sens longitudinal (Pl. IV, D).

Cette fissuration s'accentue après quatre semaines d'exposition. Elle se produit longitudinalement et transversalement, apparaissant n'importe où : au milieu d'un rayon, à la jonction longitudinale entre deux fibres trachéides (Pl. II, C). Les déchirures intertrachéides sont accentuées par la formation des brèches à contours irréguliers (Pl. IV, C). Ces phénomènes s'amplifient au fur et à mesure que le temps d'exposition augmente, en gardant toujours un caractère d'irrégularité; les fissures apparaissant de façon anarchique sans ordre particulier (Pl. II, C, D, F). Enfin, le plan ligneux se trouve considérablement disloqué quand des stades de huit à dix semaines sont atteints. On est alors en présence de micro-fissures; celles-ci entourent les ponctuations aréolées du bois (Pl. II, E). Il est bien évident que toutes ces craquelures et ces séparations cellulaires représentent des points de faiblesse qui entraînent une désor-

Source : MNHN, Paris

ganisation du plan ligneux à l'échelle microscopique.

B. Action de la Mérule au niveau des rayons ligneux

Outre les fissures qui se produisent en tous sens (Pl. II, C) les rayons subissent rapidement des altérations dans leur structure. Ainsi, après quatre semaines d'exposition, ils sont très altérés, les cellules de parenchyme manquant à certains niveaux (Pl. III, A et B). Les canaux résinifères horizontaux sont vidés de leurs cellules secrétrices bordantes; ils ont l'allure d'une perforation oblongue (Pl. III, A). Au microscope optique, l'accentuation du phénomène est bien visible; après dix semaines d'exposition, des rayons sont presque réduits aux rangées marginales de trachéides transversales (Pl. III, C). L'altération des rayons observée en microscopie électronique à balayage ne se présente pas sous la même forme qu'en microscopie optique. Dans un même rayon, les parois sont déchiquetées irrégulièrement et les trachéides transversales ne semblent pas avoir gardé leur intégrité (Pl. III, D). Il est impossible de déceler une attaque préférentielle du parenchyme ou des trachéides transversales. Pour trancher la question, il convient de définir qualitativement les proportions de lignine et de cellulose entrant dans la constitution du rayon hétérogène de Pin sylvestre sain. Localisant ainsi particulièrement la cellulose dans les parois cellulaires, on pourra en déduire l'élément du rayon susceptible d'être préférentiellement attaqué par ce champignon cellulolytique. La technique utilisée est fondée sur la double coloration sélective de la lignine (par le bleu de méthylène) et de la cellulose (par le rouge de ruthénium). L'observation selon les trois sens du bois, des rayons ainsi colorés est sans équivoque : le parenchyme est rouge et les trachéides transversales sont colorées en bleu. Ainsi, la proportion de cellulose est bien plus importante dans le parenchyme horizontal que dans les trachéides transversales. De par ses propriétés cellulolytiques, la Mérule dégrade les tissus riches en cellulose et les observations faites en microscopie optique sont corroborées par cette expérience. Dans les rayons ligneux, la dégradation par la Mérule a lieu au niveau du parenchyme cellulosique. Les cellules bordantes des canaux résinifères de bois sain sont apparues colorées également en rouge, mettant en évidence leur composition cellulosique. Il n'est donc pas étonnant qu'après un mois d'attaque, ces canaux soient «vidés» de leurs cellules, par conséquent complètement altérés.

La dégradation n'atteint pas systématiquement tous les rayons à la fois. Les rayons altérés sont de plus en plus nombreux au fur et à mesure que le temps d'exposition est plus important. Cependant, même à des stades avancés, il peut se trouver qu'un rayon entièrement sain voisine avec un rayon totalement ou à moitié dégradé. Plus finement, à l'intérieur du rayon lui-même, une file de cellules peut être dégradée alors que les autres rangées demeurent intactes. La microscopie électronique à balayage montre même deux cellules de parenchyme voisines irrégulièrement dégradées. Comme pour les phénomènes de fissuration et de dislocation des trachéides verticales, l'irrégularité dans la dégradation est observée également au niveau des rayons ligneux.

Source : MNHN, Paris

C. Modalités de l'altération de la paroi cellulaire

La paroi cellulaire est constituée de deux membranes dans lesquelles l'orientation des microfibrilles de cellulose par rapport à l'axe cellulaire est variable :

- la membrane primaire où les microfibrilles ne sont pas orientées précisément,
- la membrane secondaire subdivisée en trois couches :
  S_1 où les microfibrilles sont perpendiculaires à l'axe
  S_2 où elles sont parallèles à l'axe
  S_3 (bordant la lumière) où elles sont perpendiculaires à l'axe.

Selon l'orientation de ces microfibrilles, il est possible d'identifier la couche mise à nu et par suite le niveau d'attaque du champignon à l'intérieur de la paroi.

Le pouvoir destructeur de la Mérule est rapidement évalué par observation des trachéides en vue radiale au microscope électronique à balayage. Les différentes couches mises à jour après deux semaines d'exposition ne sont pas toujours les mêmes d'une fibre à l'autre. Si la couche S_3 (bordée intérieurement d'un film lisse non fibrillaire) apparaît dans la plupart des trachéides du bois initial comme on peut s'y attendre, différentes orientations coexistent souvent dans un ensemble de fibres montrant des niveaux d'attaque différents. Ainsi, la photographie A de la planche IV montre un ensemble de fibres disloquées où différentes couches constituant la paroi sont mises à jour et identifiées d'après leur orientation. Selon les fibres, les couches S_1, S_2 et même la membrane primaire sont reconnues. La photographie B de la planche IV montre d'ailleurs l'orientation oblique caractéristique des microfibrilles de cellulose entrant dans la constitution de la couche S_2. L'action destructrice du champignon semble atteindre profondément la paroi cellulaire puisque des niveaux correspondant à la couche S_1 et même à la membrane primaire qui lui fait suite, sont atteints (Pl. IV, C). Les ponctuations aréolées des trachéides sont également très altérées (Pl. IV, D); on peut observer leur coalescence et même leur fusion avec les brèches provoquées par les dislocations inter-trachéides. Le niveau d'attaque est identifiable également autour de ces ponctuations où la membrane primaire est encore souvent mise à nu.

La dégradation est donc déjà très prononcée au niveau ultrastructural puisque la membrane primaire est atteinte particulièrement dans les fibres de bois initial. Toutes les trachéides ne sont pas dégradées aussi profondément; les altérations sont très irrégulières dans un plan ligneux considéré; la cohésion du bois est de ce fait apparemment préservée au point de vue macroscopique. Ces dégradations largement ébauchées après deux semaines de confrontation in vitro avec la Mérule ne font que s'accentuer dans les stades suivants.

La délamination au niveau du bois initial atteint un plus grand nombre de trachéides de plus en plus profondément. Les ponctuations aréolées s'érodent, leur torus est déchiqueté, éclaté même (Pl. IV, E). C'est uniquement la membrane primaire qui apparaît autour de ces ponctuations. A partir de six semaines d'exposition survient un phénomène nouveau dans les fibres du bois final jus-

Source : MNHN, Paris

qu'alors intactes. Des cavités allongées, ayant une allure de «boutonnière» sont formées dans le fond de la paroi, souvent au niveau d'une ponctuation qui se trouve ainsi déformée. Ces cavités suivent l'orientation particulière des microfibrilles de cellulose correspondant à la couche S_2, elles donnent à la paroi un aspect très érodé (Pl. IV, F). A des stades encore plus avancés, les cavités sont de plus en plus nombreuses dans le bois final alors que le bois initial est délaminé plus uniformément. La différence entre les deux types de bois est visible sur la photo A de la planche V. Quelques filaments mycéliens sont parfois encore observés dans le bois final (Pl. V, A et D). Après douze semaines d'exposition, le bois initial a une apparence d'extrême fragilité; les parois s'écaillent et se fissurent en tous sens, quelques débris de couche S_1 subsistent parfois, la membrane primaire est mise à jour particulièrement et, en certains endroits, une substance amorphe non fibrillaire apparaît; il s'agit très probablement de la lamelle moyenne essentiellement composée de lignine (Pl. V, B). Les cavités en boutonnière du bois final suivant l'orientaiton particulière des microfibrilles de cellulose de la couche S_2, doivent donc être formées à l'intérieur de cette couche par ailleurs très riche en cellulose et fort épaisse dans le bois final. Cependant, comme le montre la photographie C de la planche V, les cavités semblent être percées directement depuis la couche S_3 puisque l'orientation typique oblique de la couche S_2 apparaît dans le plan sous-jacent à la couche lisse de la S_3. De plus, la photographie D de la planche V montre une hyphe en train de perforer le fond de la paroi depuis la couche S_3. Ces observations seraient en contradiction avec ce qui est connu depuis longtemps sur le mode d'action des champignons de pourriture cubique. La résistance de la couche S_3 altérée dans le bois initial après seulement deux semaines d'attaque, peut donc être mise en doute et l'on peut supposer que les cavités creusées dans la couche S_2 ne sont que le prolongement de l'action destructrice du champignon au niveau de la couche S_3.

D. Problème particulier de la formation des cavités et de la résistance effective de la couche S_3.

La délamination des couches de la paroi secondaire en début d'attaque atteint tout particulièrement la couche S_3 des trachéides de bois initial. Cette couche fortement cellulosique et, par ailleurs, peu épaisse chez le Pin (700 Å) pourrait éventuellement être attaquée par la Mérule. D,ailleurs WILCOX (1968) étudiant l'attaque du bois de Pin par *Poria monticola* a observé dans quelques trachéides une dégradation simultanée des couches S_2 et S_3. Cependant, la majorité des travaux effectués sur la résistance des différentes couches de la paroi cellulaire a montré que, de par sa constitution chimique particulière, la couche S_3 résiste aux champignons de pourriture cubique (MEIER 1955, PECHMANN et SCHAILE 1950, JURASEK 1964, LIESE et SCHMID 1962 a et b). Pour MEIER, cette résistance est due à une importante lignification ainsi qu'à un arrangement particulier des microfibrilles de cellulose constituées en partie d'hémicellulose facteur déterminant à la résistance de cette couche.

D'autre part, depuis les premiers stades d'altération, aucune action ponctuelle enzymatique n'a été observée. Il n'a jamais été trouvé de perforations («bore-

Source : MNHN, Paris

holes») pratiquées par l'extrémité des hyphes et qui sont constatées en grande quantité avec les champignons de pourriture fibreuse. L'action enzymatique de la Mérule se fait donc «à distance»; les ectoenzymes qui décomposent les polysaccharides diffusent à partir du lumen probablement simultanément à l'installation des hyphes dans le bois. D'ailleurs en 1930, CARTWRIGHT pensait que l'altération chimique de la paroi avait lieu avant la pénétration effective des hyphes.

Le phénomène observé doit en réalité résulter de la différence de densité des couches de la paroi secondaire après le départ irrégulier des constituants cellulosiques. En effet, il est facile de concevoir que la couche S_3 se craquelle car elle manque de cohésion avec la couche S_2 altérée sous-jacente. Elle doit alors subir des contraintes; les cavités en boutonnières entraînant avec elles cette couche plus mince et par conséquent, mécaniquement plus fragile. La photographie E de la planche V montre d'ailleurs une de ces cavités ayant causé la rupture de la couche S_3 et aussi des couches plus profondes vers la lamelle moyenne puisque l'on voit la lumière de la cellule adjacente.

Partant de cette constatation, le même phénomène doit avoir lieu au niveau de la couche S_3 des trachéides du bois initial. Par manque de cohésion avec la couche S_2 sous-jacente altérée, lors de la préparation des échantillons la couche S3 est probablement arrachée.

E. Conséquence de l'irrégularité de destruction: pourriture cubique

Depuis les premiers stades, l'irrégularité des altérations est observée à tous les niveaux; que ce soit entre les rayons ligneux ou dans les cellules parenchymateuses qui les constituent; entre plusieurs trachéides jointives et plus précisément dans la trachéide verticale prise isolément. L'irrégularité dans le départ des composants des trachéides verticales se retrouve transversalement au niveau de cellules de même nature. Certaines ont gardé leur intégrité alors que d'autres immédiatement à proximité présentent des entailles en V (Pl. III, E et F) dans toute l'épaisseur de la paroi depuis le lumen jusqu'à la lamelle moyenne (ces entailles ont été observées par CARTWRIGHT en 1930 comme étant des projections d'hyphes). Elles sont probablement le résultat de tensions apparues à la suite de disparitions inégales de cellulose dans la cellule. Dans un plan ligneux considéré, des trachéides à parois disloquées amincies, déchirées voisinent avec des fibres intactes. Elles montrent une coloration intense à la safranine; en effet, ce colorant spécifique de la lignine n'est plus masqué par la cellulose puisque celle-ci a disparu de la paroi des cellules. C'est la trame de lignine seule qui subsiste dans ces fibres (MEIER 1955, PECHMANN et SCHAILE 1950, JURASEK 1964). Cette lignine résiduelle est une substance amorphe invisible entre les microfibrilles de cellulose, elle préserve la forme originale de la cellule. Ces fibres altérées sont par ailleurs mitoyennes avec des fibres intactes.

Tant d'irrégularité à tous les niveaux aboutit à créer au sein du tissu ligneux des contractions ou tensions qui provoquent des craquelures, des fissures observées macroscopiquement sur du bois dégradé par la Mérule ou bien, à l'échelle microscopique au niveau d'un rayon, entre deux trachéides ou à l'intérieur

Source : MNHN, Paris

de la trachéide. Toutes ces ruptures selon les trois sens du bois et toutes ces «micro-fissures» aboutissent à la création de parallélépipèdes plus ou moins importants donnant au bois dégradé par la Mérule l'aspect du bois calciné. Cette forme de dégradation permet de qualifier la Mérule d'agent biologique responsable de «pourriture cubique» (Pl. V, F).

L'irrégularité de destruction s'observe également entre le bois final et le bois initial. Dans le bois d'été, les ruptures dans la couche S_3 laissent apparaître les cavités en «boutonnière» dans la couche S_2. C'est par contre une délamination de toute la paroi qui est observée dans le bois de printemps. Cette variation dans le mode d'altération s'explique probablement par la constitution très différente en cellulose des deux catégories de fibres. La couche S_2 cellulosique des fibres de bois final, très épaisse présente un gradient de cellulose décroissant de la S_3 vers la S_1 qui peut être à l'origine des cavités situées directement sous la couche S_3.

CONCLUSIONS

Cette étude de l'action destructrice de la Mérule in vitro a permis de relever quelques points particuliers de son mode d'action :

– La dégradation du bois dans le temps n'est pas progressive, elle n'atteint pas également tous les éléments du bois. Il suffit d'une exposition courte pour que des éléments du plan ligneux soient considérablement altérés. Par contre, il n'est pas rare après trois mois d'attaque qu'une plage de bois donnée (à l'échelle de la microscopie optique) soit exempte d'altération. Cette dynamique d'action quelque peu anarchique a fait ressortir une irrégularité de destruction à tous les niveaux : que ce soit dans un plan ligneux donné ou au niveau du rayon hétérogène de Pin sylvestre, de la fibre trachéide prise isolément et même entre les trachéides du bois initial et celles du bois final dans lesquelles les proportions de cellulose sont différentes.

– L'envahissement du plan ligneux est rapide; les filaments mycéliens colonisent, tout en dégradant le bois «activement» par émission enzymatique. La manifestation de la digestion enzymatique de la cellulose se traduit très vite par l'apparition de dislocations au niveau de la lamelle moyenne, de craquelures qui contribuent à la fragilité du bois et aboutit parfois à son effondrement.

– La Mérule est incapable de produire des enzymes depuis l'apex des hyphes; à aucun stade la production de perforations n'a été constatée. Son action enzymatique se produit à distance et son champ d'action est de ce fait très large atteignant la paroi cellulaire profondément.

– Enfin, l'hétérogénéité de l'attaque amène des contraintes dispersées dans tout le plan ligneux, provoquant les fissures caractéristiques de la pourriture cubique.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

CARTWRIGHT K. St. G., 1930 — A decay of sitka spruce timber caused by *Trametes serialis*. *F.F. Prod. Res. Bull.* n° 4.

COGGINS C.R., 1976 — Growth patterns of *Serpula lacrymans*, the dry rot fungus. Record of the 1976 Ann. Conv. of the BWPA, Juillet 1976.

COURTOIS H., 1965 — Mikromorphologische Veranderungen verholzter Zellwände durch Basidiomyceten (Braunfauleerreger). *Material und Organismen*. Beihefte 1 : 41-53.

COWLING E.B., 1961 — Comparative biochemistry of the decay of Sweet-gum sapwood by white-rot and brown-rot fungi. *U.S.D.A. F.S. Tech. Bull.* n° 1258, 79 p.

DIROL D., 1976 — Étude in vitro de la colonisation et de la dégradation structurale du bois de Hêtre par *Coriolus versicolor* (L.) Q. *Revue de Mycologie* 40 : 295-317.

FINDLAY G.W. and LEVY J.F., 1969 — Scanning electron microscopy as an aid to the study of wood anatomy and decay. *J. Inst. Wood Sci.* 4 (23) : 57-63.

GREAVES H. et LEVY J.F., 1965 — Comparative degradation of the sapwood of scots pine, beech and birch by *Lenzites trabea, Polystictus versicolor, Chaetomium globosum*. *J. Inst. Wood Sci.* 15 : 55-63.

JURASEK L., 1955 — Changes in the microstructure of the lignified cell wall during attack by wood decaying fungi. *Biologia* (Czechoslovakia) 10 (5) : 569-579.

JURASEK L., 1958 — Micro-structure of *Pinus sylvestris* (sapwood) when attacked by brown-rot fungi. *Drev Viskum* 3 (2) : 129-135.

JURASEK L., 1964 — Changes in wood microstructure during breakdown by wood-destroying fungi. *Drev. Viskum* 3: 127-144.

LIESE W., 1970 — Ultrastructural aspects of woody tissue desintegration. *Ann. Rev. Phytopath.* 8 : 231-258.

LIESE W., 1977 — On the nature of the tertiary wall in wood cells. 9th Annual Meeting Noordwijk aan. Zee, Holland. IRG. Sept. 77.

LIESE W. and SCHMID R., 1962a — Submicroscopical changes of cell wall structures by wood destroying fungi. Electron microscopy. Vol. 2 W 5. New York, Academic Press.

LIESE W. and SCHMID R., 1962b — Investigations with the electron microscope into the decomposition of wood by fungi. *Angew Bot.* 36 (6).

MEIER H., 1955 — Uber den Zellwandabbau durch Holzvermorschungspilze und die Submikroskopische structur von Fichtentracheiden und Birkenholzfasern. *Holz Als Roh und W.* 3.

PECHMANN V.H. und SCHAILE O., 1950 — Uber die Anderung der Dynamischen Festigkeit und der Chemischen Zusammensetzung des Holzes durch den Angriff Holzzerstörender Pilze. *Forstwissenschaftiches Zentralblatt* 69 : 8. S : 441-465.

SCHULZE B. und THEDEN G., 1938 — Polarisations mikroskopische Untersuchungen über den Abbau des Werkstoffes Holz durch holzzerstörende Pilze. *Holz Als Roh und W.* 1 : 548-554.

WILCOX W.W., 1968 — Changes in wood microstructure through progressive stages of decay. *U.S. Forest. Service research paper FPL 70.* Forest Lab. Madison, Wisconsin.

WILCOX W.W., 1970 — Anatomical changes in wood cell walls attacked by fungi and bacteria. *Bot. Rev.* 36 (1) : 1-28.

Source : MNHN, Paris

LÉGENDE DES PLANCHES

(Les observations en microscopie électronique à balayage ont été réalisées au laboratoire d'Évolution des Etres Organisés à Paris. Nous remercions Madame GUILLAUMIN pour sa collaboration technique.)

Planche I

Fig. A: Section radiale de Pin sylvestre montrant l'envahissement du parenchyme d'un rayon dans le bois final (Microscopie optique, X 160). **Fig. B**: Passage d'une hyphe par les ponctuations aréolées des trachéides transversales d'un rayon (Microscopie optique - Radiale X 650). **Fig. C**: Passage des hyphes dans les trachéides à partir des rayons (Microscopie optique - Transversale X 270). **Fig. D**: Progression longitudinale des hyphes dans les trachéides verticales (Microscopie optique - Radiale X 270). **Fig. E**: Envahissement des trachéides verticales par les filaments mycéliens (MEB - Transversale X 2400). **Fig. F**: Passage d'une hyphe à travers une ponctuation aréolée d'une trachéide verticale (MEB - Transversale X 1200).

Planche II

Fig. A: Fissuration des parois des trachéides de bois final après deux semaines d'exposition (M O - Lumière polarisée - Radiale X 450). **Fig. B**: Craquelures perpendiculaires à l'axe des fibres. Séparation longitudinale inter-trachéides. (MEB - Radiale X 600). **Fig. C**: Fissuration du plan ligneux radial après quatre semaines d'exposition (M O - Radiale X 170). **Fig. D**: Plan ligneux tangentiel très fissuré. Le parenchyme des rayons a disparu (M O - Tangentielle X 70). **Fig. E**: Fissuration en tous sens dans la trachéide et autour des ponctuations aréolées après huit semaines d'attaque. (M O - Radiale X 500). **Fig. F**: Fissure vue dans un plan transversal. Séparations cellulaires (M O - Transversale X 180).

Planche III

Fig. A: Inégale dégradation au niveau du parenchyme des rayons, canal résinifère dont les cellules bordantes ont disparu après six semaines d'exposition (M O - Tangentielle X 170). **Fig. B**: Dégradation inégale du parenchyme d'un rayon. Les trachéides transversales subsistent. (M O - Radiale X 170). **Fig. C**: Altération inégale des rayons, le parenchyme est considérablement dégradé après dix semaines d'exposition. (M O - Tangentielle X 170). **Fig. D**: Irrégularité d'attaque d'un rayon. Les trachéides transversales ne semblent pas avoir gardé leur intégrité. (MEB - Radiale X 125). **Fig. E**: Mise en évidence de la dégradation inégale des fibres. La trame de lignine des cellules dégradées apparaît légèrement plus colorée que les cellules encore saines où la cellulose éclaircit la teinte donnée au complexe cellulaire. (M O - Transversale X 180). **Fig. F**: Dégradation inégale. Entailles en forme de V pratiquées dans la paroi à partir du lumen. (M O - Transversale X 550).

Planche IV

Fig. A: Dislocation des trachéides de bois initial au niveau de la lamelle moyenne après deux semaines d'attaque. Mise à jour de plusieurs couches des membranes primaires et secondaires. (MEB - Radiale X 850). **Fig. B**: Mise en évidence après deux semaines d'exposition, de la couche S_2 (orientation oblique des microfibrilles) dans le fond de la paroi d'une fibre. (MEB - Radiale X 1300). **Fig. C**: Dislocation inter-trachéides, craquelures, mise à jour de la couche S_1 et de la membrane primaire après deux semaines d'attaque. (MEB - Radiale X 1200). **Fig. D**: Parois délaminées et ponctuations aréolées dégradées après deux semaines d'exposition. (MEB - Radiale X 300). **Fig. E**: Ponctuation aréolée

Source : MNHN, Paris

altérée, sur un fond de membrane primaire après dix semaines d'attaque. (MEB - Radiale X 1300). **Fig. F**: Cavités en «boutonnière» dans les trachéides de bois final après six semaines d'attaque. (MEB - Radiale X 600).

Planche V

Fig. A: Limite bois initial-bois final, montrant les deux types d'altération observés. (MEB - Radiale X 400). **Fig. B**: Fond de paroi de trachéides de bois initial, fissuré et écaillé en tous sens après 3 mois d'exposition. (MEB - Radiale X 2500). **Fig. C**: Cavités en boutonnière sur un fond de couche S_3. Dans un plan sous-jacent, la S_2 est mise à jour. (MEB - Radiale X 1300). **Fig. D**: Hyphes creusant le fond de la paroi pour y former une cavité. (MEB - Radiale X 3000). **Fig. E**: Cavité en boutonnière profonde à la suite de différentes densités de matière dans chacune des couches de la paroi. (MEB - Radiale X 1300). **Fig. F**: Phase finale de l'action du champignon (⟶) aspect cubique de la dégradation. (MEB - radiale X 125).

Source : MNHN, Paris

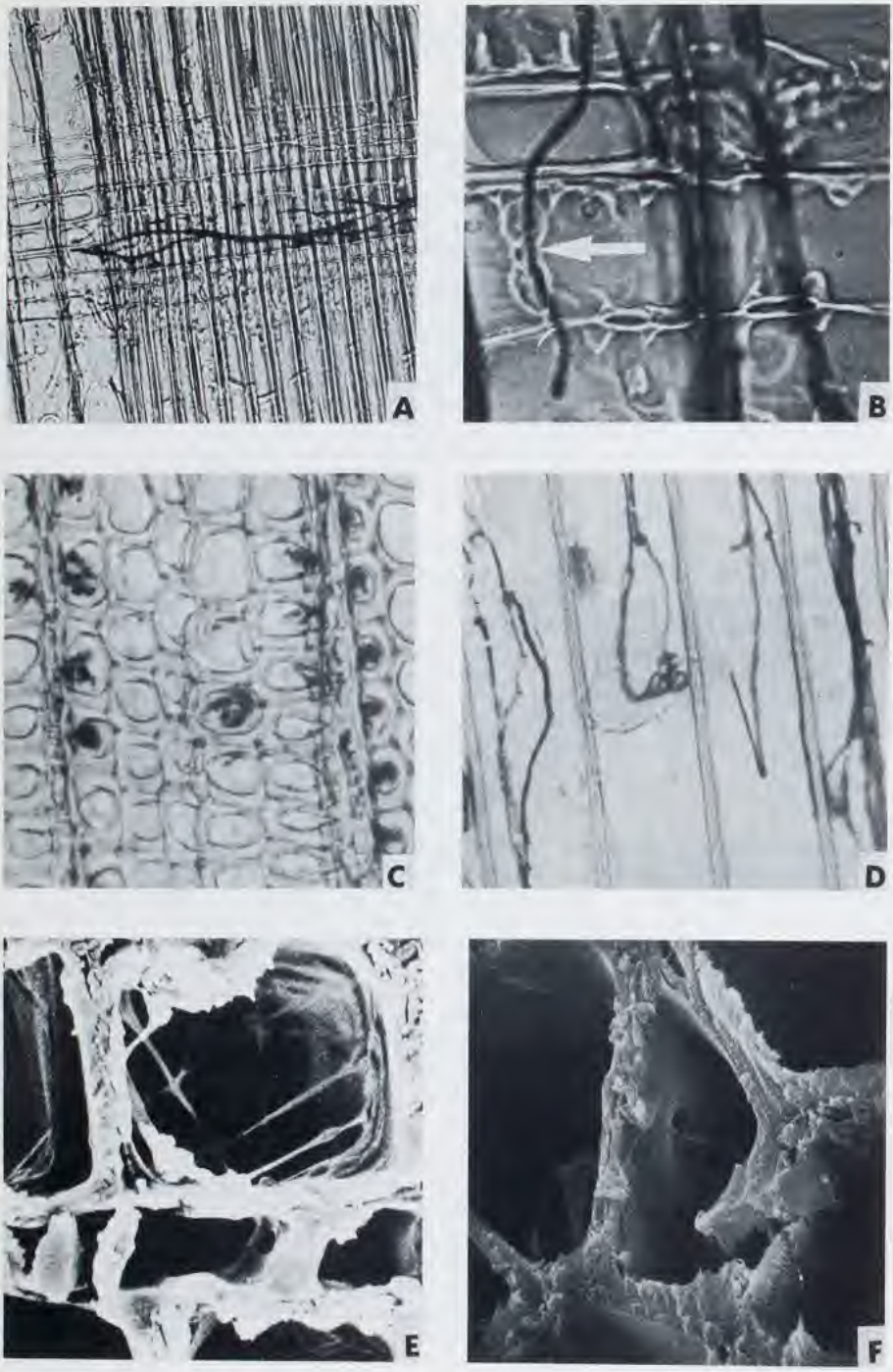


Planche I

Source : MNHN, Paris

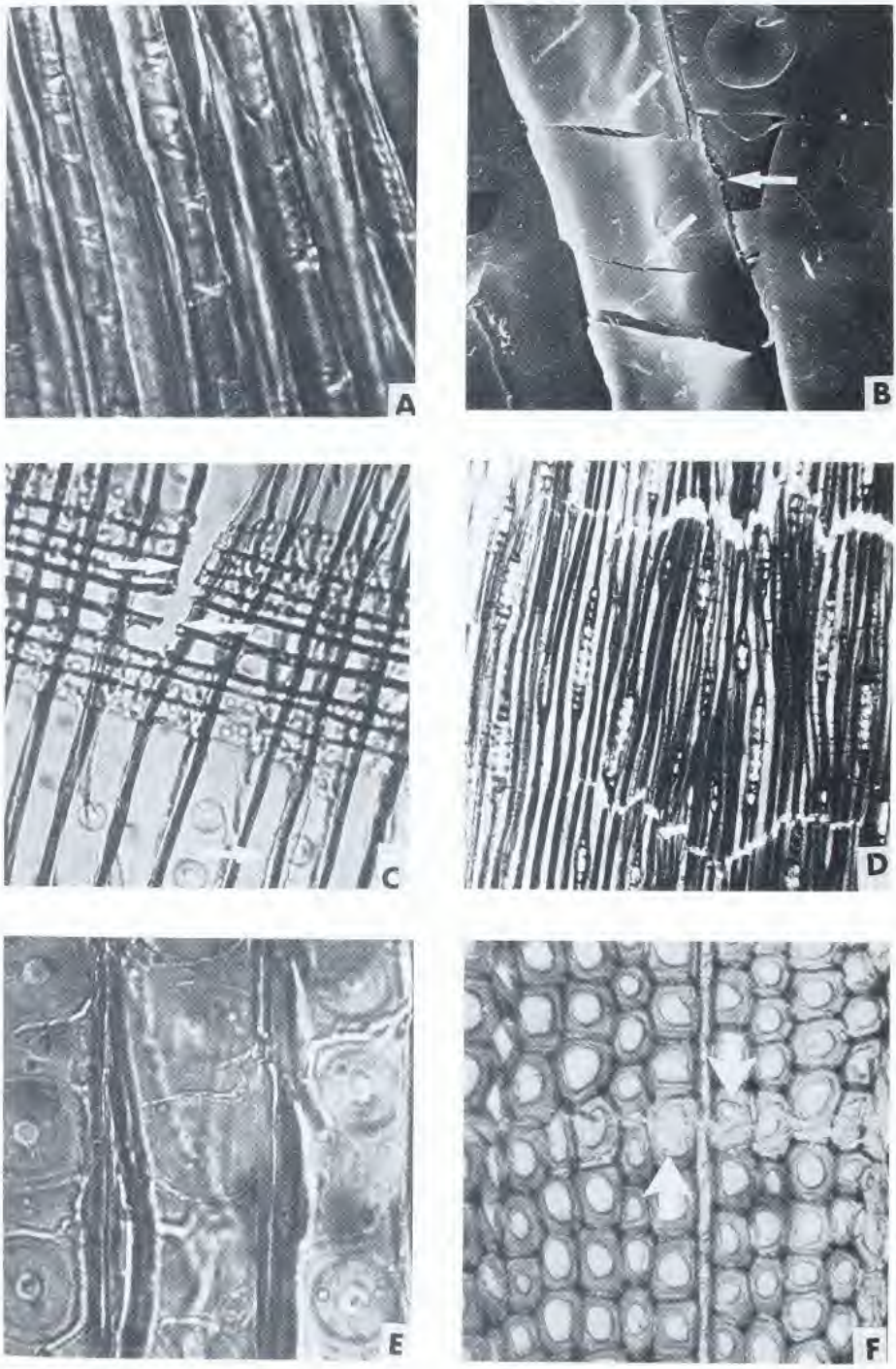


Planche II

Source : MNHN, Paris

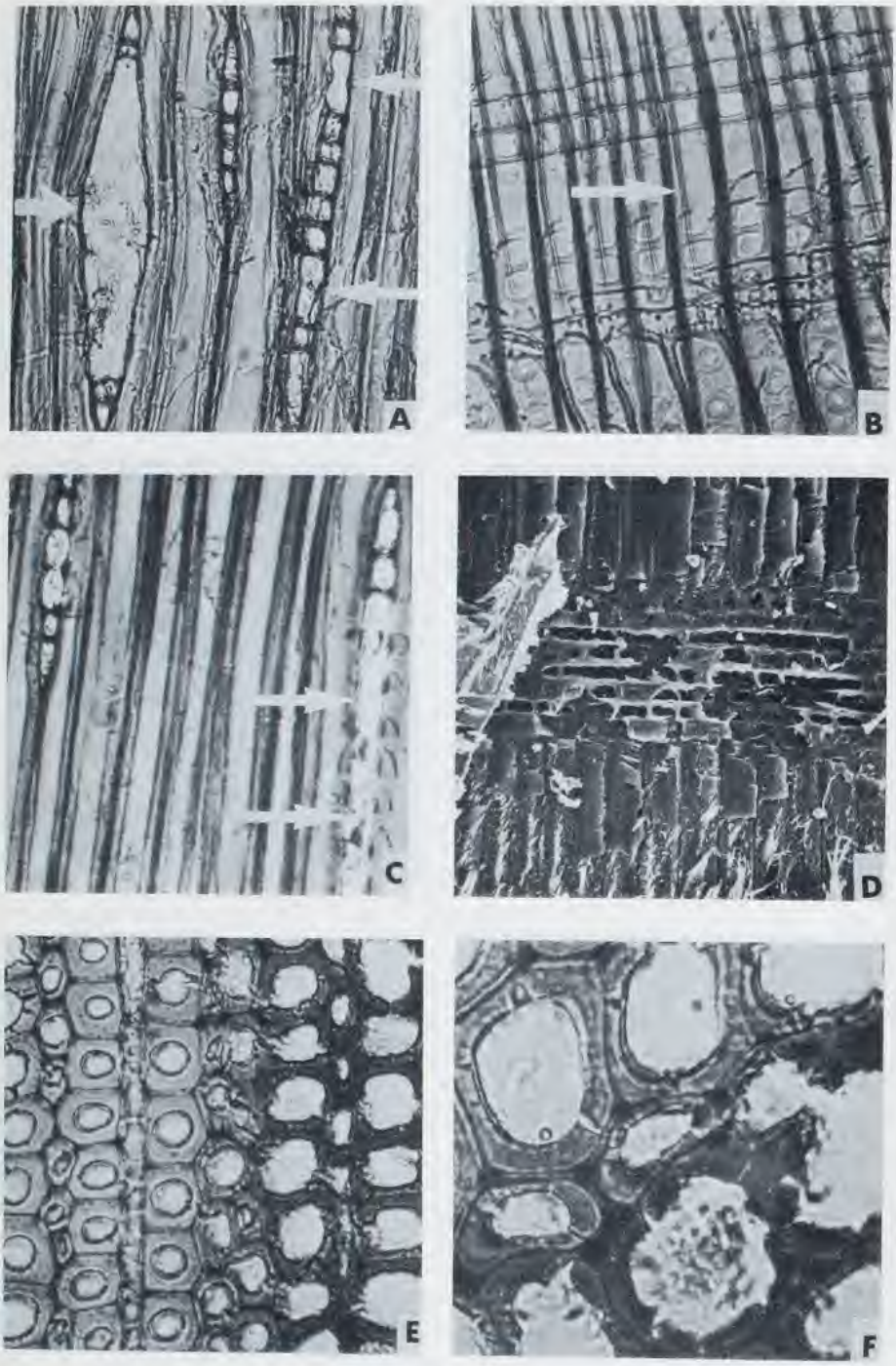
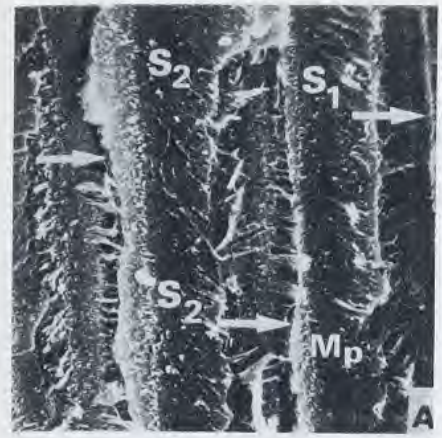


Planche III

Source : MNHN, Paris



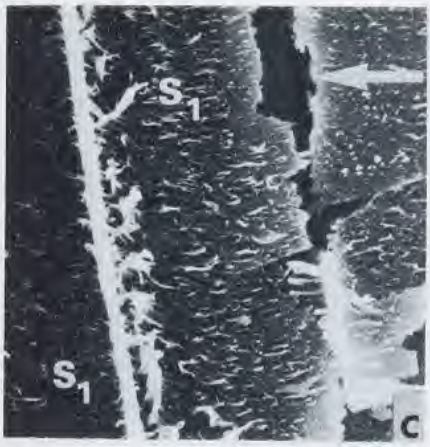


Planche IV

Source : MNHN, Paris

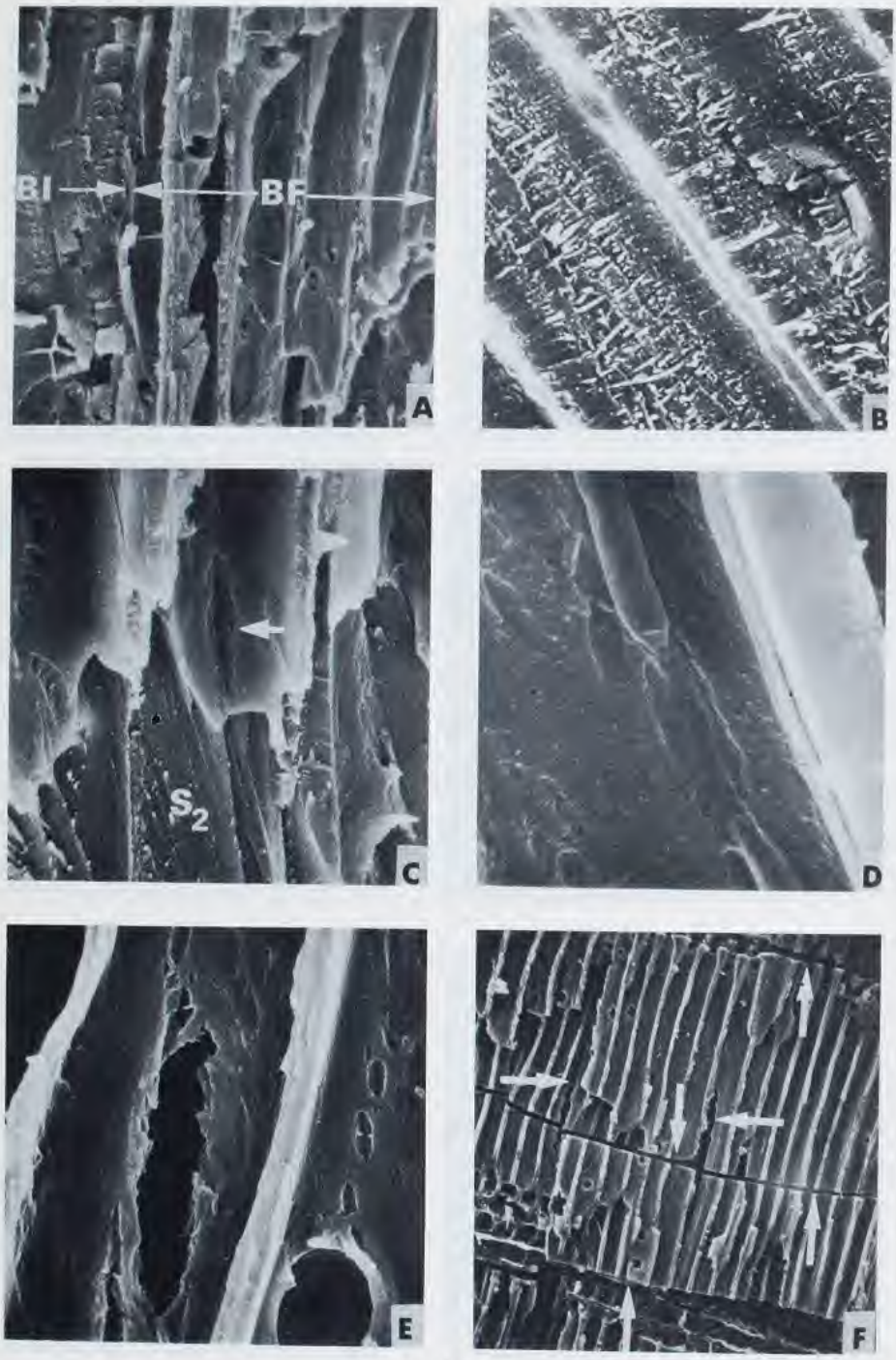


Planche V

Source : MNHN, Paris

DEVELOPMENTAL MORPHOLOGY OF ASCOMYCETES

III. MONOGRAPHELLA NIVALIS

par C.V. SUBRAMANIAN and D. JAYARAMA BHAT *

RÉSUMÉ. — Cet article fait partie d'une série d'études portant sur l'organogénie des Ascomycètes. L'auteur étudie ici le genre *Monographella nivalis* (Rehm) Müller et sa forme conidienne *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. La position systématique du genre est discutée.

This paper is the third in a series on the developmental morphology of the Ascomycetes and deals with the developmental morphology and taxonomy of *Monographella nivalis* (Rehm) Müller.

Monographella nivalis with its conidial state *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. [(Fr.) Sorauer fide W. Gams] is a plant pathogen and causes snow mold, foot rot and head blight of cereals in the temperate countries. That *Nectria graminicola* Berk. & Br. is the perithecial state of *Fusarium nivale* was first stated by IHSSEN (1910). WOLLENWEBER (1913) agreed with IHSSEN: his isolates of this fungus derived from conidia produced perithecia which he believed to be the same as *Nectria graminicola* which he transferred to *Calonectria* de Notaris as *C. graminicola* (Berk. & Br.) Wollenw., as the ascospores are 2-3-septate (not 1-septate as in *Nectria*) and for the additional reason that the conidial state is a *Fusarium*. SCHAFFNIT (1913) described the perithecial state with the name *Calonectria nivalis* Schaffnit.

MULLER and v. ARX (1955) compared *C. nivalis* with *Griphosphaerella stevensoni* Petrak and recognised the relationship of these two fungi with *Griphosphaeria corticola* (Fuckel) v. Höhnel, the type species of *Griphosphaeria* v. Höhn. In *Griphosphaerella stevensoni* and *Griphosphaeria corticola*, the ascus

Memoir N° 254 from the Centre for Advanced Study in Botany, University of Madras.

* Centre for Advanced Study in Botany, University of Madras, Madras-600 005, India.

Source : MNHN, Paris

is thin walled with an amyloid apical apparatus and the perithecial walls are composed of small, delicate and translucent cells, features typical of the Amphisphaeriales, but not necessarily of the perithecial states of other *Fusaria* assigned to *Nectria* Fr., *Calonectria* de Not. and *Gibberella* Sacc. Because of the immersed nature of its perithecia, the dark pigmentation of its perithecial wall and the ascus with an amyloid apparatus, MULLER and v. ARX assigned *Calonectria nivalis* to the genus *Griphosphaeria* v. Höhnel. BOOTH (1964), however, disagreed with MULLER and ARX's placement of *Calonectria nivalis* in *Griphosphaeria* as, according to him, this placement gave little importance to the *Fusarium* nature of its conidial state and its characters in culture. Typically, conidial states of *Griphosphaeria* are annellidic. BOOTH (1971) disposed *Calonectria nivalis* under *Micronectriella* v. Höhnel. Von HOHNEL (1906) established the genus *Micronectriella* for *Micronectria* spp. with claviform asci and cylindrical to spindle-shaped, many-septate ascospores, with *Micronectriella pterocarpi* (Rac.) v. Höhn. as the type species. V. HOHNEL in fact wrote: «Die Gattung *Micronectriella* v. Hön. kann als eine eingewachsene *Calonectria* angesehen werden» (v. Höhnel, 1918; p. 60).

V. ARX and MULLER (1977) examined type material of *Micronectriella pterocarpi* and observed that the asci are bitunicate. In his original description RACIBORSKI (1900) has remarked «Ich habe diese Art, welche mit *Sphaerulina* Sacc. verwandt zu sein scheint, doch keine dunkel gefärbten Hyphen bildet, zu der Gattung der Hypocreaceen *Micronectria* Spegazzini gerechnet». As there is no other Ascomycete known with light brown ascomata except *Sphaerulina* Sacc., v. ARX and MULLER (1975) placed *Micronectriella pterocarpi* under *Sphaerulina* Sacc., as *S. pterocarpi* (Rac.) v. Arx and Müller.

MULLER (1977) also examined the type material of *Sphaerulina divergens* Rehm, the type species of the genus *Monographella* Petrak (PETRAK, 1924) and found that *M. divergens* (Rehm) Petrak and *Calonectria nivalis* Schaffnit are conspecific. MULLER further observed that *C. nivalis* and *Sphaerulina divergens* were described in the same year 1913: *Calonectria nivalis* Schaffnit in *Mykologischen Zentralblattes* 2: 257, on 17th April 1913; *Sphaerulina divergens* Rehm, *Annales Mycologici* 11: 397, on 10 November 1913. For reasons of priority, MULLER chose the specific epithet «*nivalis*» to the type species of *Monographella* Petrak as *M. nivalis* (Schaffnit) Müller.

MATERIAL AND METHODS

The observations presented here are based on a study of a culture of a homothallic strain of *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. (IMI = 135417) obtained from the Commonwealth Mycological Institute, Kew, England. The fungus was grown on potato sucrose agar (PSA) and on steam-sterilised wheat straw standing in tap water in conical flasks and incubated at 20°C under diffused day light. In PSA perithecial production was sparse. In about 10-12 days after inoculation, perithecia appeared in abundance on wheat straw and it was possible to make detailed study of the development of perithecia. For studies of conidium onto-

Source : MNHN, Paris

geny and ascocarp initiation, Riddell's (1950) slide culture technique was used for the fungus was grown on squares of seamless cellulose tubing placed on the surface of agar plates, then peeled off and mounted on slides for examination. Nuclei of conidia and ascocarp initials were stained in Giemsa solution (SAMUELS, 1973). Other stains used for morphological observations were cotton blue in lactophenol, acid-fuchsin in lactophenol, Melzer's reagent and iron haematoxylin.

Perithecia in different stages of development were stripped from the surface of the straw or else a thin layer of straw bearing the perithecia was shaved off. They were fixed in Formalin - propionic - alcohol (1: 1: 18) mixture for 24 hr. The fixed material was washed in 70% alcohol, dehydrated by passing through a graduated series of tertiary butyl alcohol and embedded in 60° paraffin wax mixed with bee wax (1%). Serial sections were taken at a thickness of 5-7 microns with a microtome. Sections were mordanted with 4% aqueous iron alum solution, stained overnight in a fresh solution of Haidenhains' haematoxylin, differentiated with a 1% aqueous solution of picric acid and mounted in Canada balsam. More than a hundred perithecia were sectioned at different age levels to elucidate the developmental morphology of the teliomorph.

RESULTS

Blocks of mycelium inoculated on PSA produce white colonies with little discolouration of the agar; reverse of the colony being light yellow. The fungus is moderately fast growing attaining a diameter of 4-5cm after 12 days. The mycelium is sparse to densly floccose. The hyphae are hyaline, smooth, thin-walled, septate, 2-4.5μm wide and repeatedly branched. Hyphal cells are uni-, bi- or multinucleate (fig. 1 & 18; Plate I, 1). To begin with, the conidia are sparse on the aerial mycelium but after 7-10 days they are formed abundantly on orange coloured sporodochia measuring 80-100μm in diam (fig. 15; Plate I, 3). The conidiophores arise laterally on the aerial hyphae (fig. 13 & 14; Plate I, 2). The conidiophore is short, straight, non septate and wider in the distal part than below, 5-10μm long and 3-4.5μm wide. The conidiogenous cells are phialides and initially arise singly on conidiophores, but later produced in sporodochia. The phialides are subulate to obpyriform, 7-9 x 2.5-3.5μm, with a minute collarette. Conidia are curved to broadly falcate, pointed at the apex and devoid of a distinct foot-cell, 1-3 septate (with cells uninucleate), 14-28 x 2.5-4μm and are abstricted singly and successively from the tip of the phialide (fig. 16). 1-septate conidia measure 10-20 x 2.5-3μm and 3 septate conidia 15-28 x 3-4.5μm. Chlamydospores are absent. Conidia germinate overnight, producing one or two germ tubes from each cell (fig. 17).

Perithecia are formed after 7-10 days. Initially the perithecia are white, hyaline or semitranslucent and at maturity they tend to turn yellowish brown or golden brown but never black. If the wheat straw is examined on the 4th day under the stereomicroscope young ascocarps are visible as hyaline pinheads. The perithecia are entirely superficial and crowded on the nodal region of the

Source : MNHN, Paris

straw. When dry, perithecia undergo a lateral split. The perithecia are globose, fleshy, 180-220μm in diam. and have a smooth outer wall and a hyaline ostiolar papilla. The perithecial wall is 15-22μm thick and composed of two distinct zones: an outer lightly pigmented (but not «carbonized») zone of 3-4 layers of globose to oblong cells, each cell measuring 5-7 x 2.5-3.5μm; an inner zone composed of 4-5 layers of very thin-walled, elongated, hyaline cells which become crushed as the asci mature (fig. 34 & 35). True paraphyses are absent, but a considerable amount of interascal tissue exists in the form of «Paraphysis-like» strands in the mature perithecium (Plate II, 13). They are septate, 20-30μm long and 2-3.5μm wide and contain uninucleate cells. The asci are clavate, occasionally cylindrical, with a thin-wall, apices broadly rounded with an amyloid ring at the apex, 6-8 spored and 60-70 x 6-9μm (fig. 38 & 39). The ascospores are elliptical, hyaline, 1-3 septate, smooth and 10-17 x 3.5-4.5μm (fig. 40). Spores are arranged in the ascus biseriately throughout or biseriate above and uniseriate below.

DEVELOPMENT OF THE ANAMORPH

The conidial state develops in about four days in slide culture. The beginning of the conidiation is marked by the production of conidiophores containing dense cytoplasm laterally on the hyphae. The phialides arise on these conidiophores, elongate and finally attain the typical subulate to obpyriform shape. A basal septum cuts off each phialide from the conidiophore.

DEVELOPMENT OF THE TELIOMORPH :

Perithecial development is initiated by the production of an ascogonium. The ascogonium either arises laterally from an ordinary vegetative hypha (fig. 21 & 22) or an intercalary cell of a vegetative hypha enlarges and develops into an ascogonium (fig. 19 & 20; Plate I, 4). The lateral ascogonium is soon cut off from the parent hypha by a basal septum. A mature lateral ascogonium is oval or globose in shape and multinucleate (fig. 21 & 25). The intercalary ascogonium is differentiated from its neighbouring cells on a vegetative hypha by its larger size, globose shape and multinucleate condition (fig. 19). As the ascogonium matures, a few narrow hyphae arise from the cell in the vegetative hyphae below the lateral ascogonium (fig. 21, 22; Plate I, 6) and in the case of the intercalary ascogonium they arise from the adjacent cells (fig. 20, 23). These narrow hyphae are septate and multinucleate (fig. 24; Plate I, 5). These hyphae now branch repeatedly and grow around the ascogonium. With further development, the hyphal covering around the ascogonium becomes dense and interwoven. The ascogonium undergoes cleavage and septa are laid down so that the ascogonium becomes multiseptate (fig. 23). A section of the developing ascoma at this stage shows a multiseptate ascogonium embedded in a mass of interwoven hyphae (fig. 26; Plate I, 7). At a slightly later stage the young ascoma is seen to contain a few larger densely stained ascogonial cells surroun-

Source : MNHN, Paris

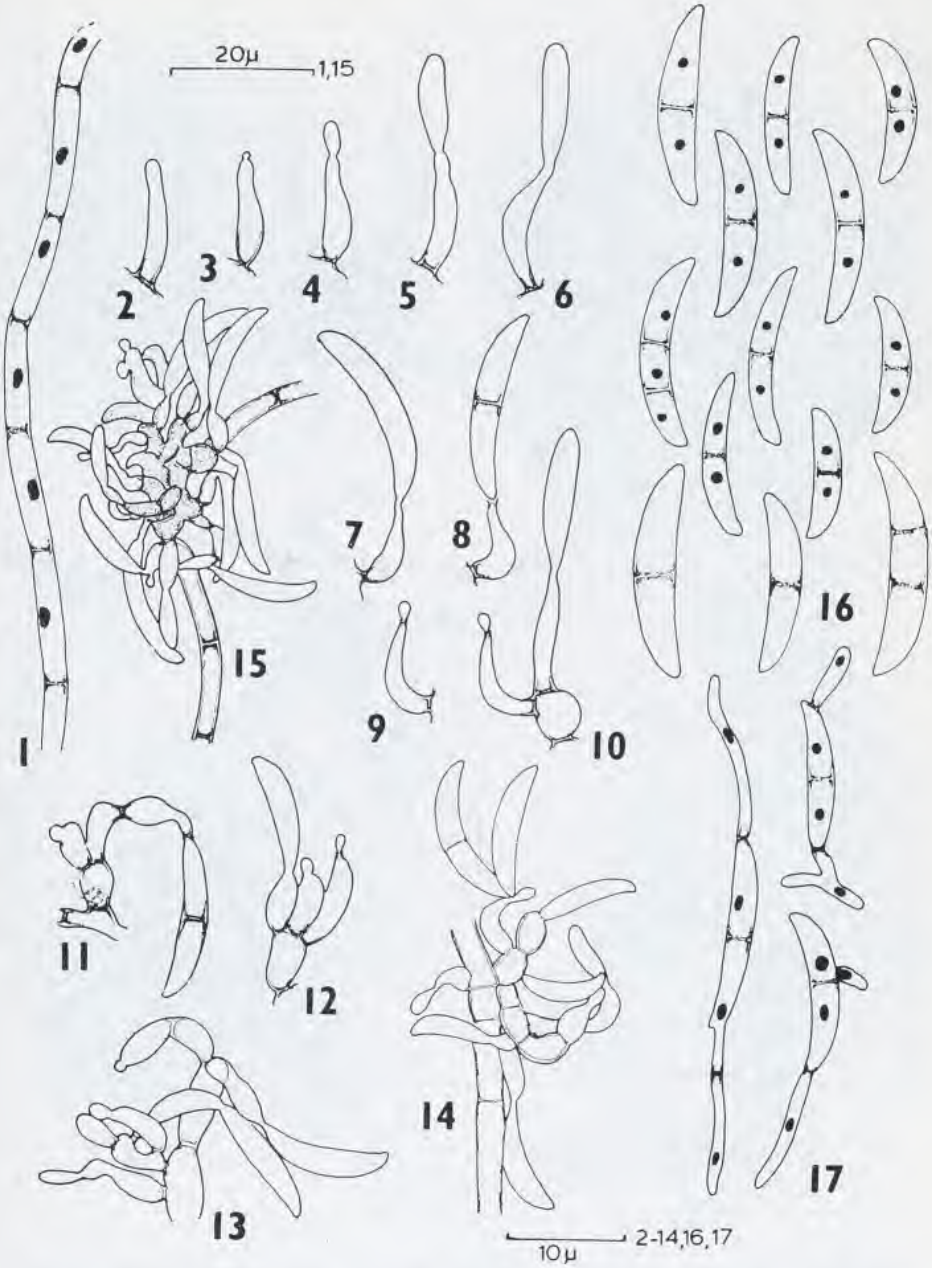


Fig. 1-17: *Monographella nivalis*. — 1: Portion of a hypha showing uninucleate cells; 2-10: stages in the development of the phialide and conidia; 11-14: conidiophores bearing phialides and conidia; 15: young sporodochium; 16: conidia; 17: germinating conidia.

Source : MNHN, Paris

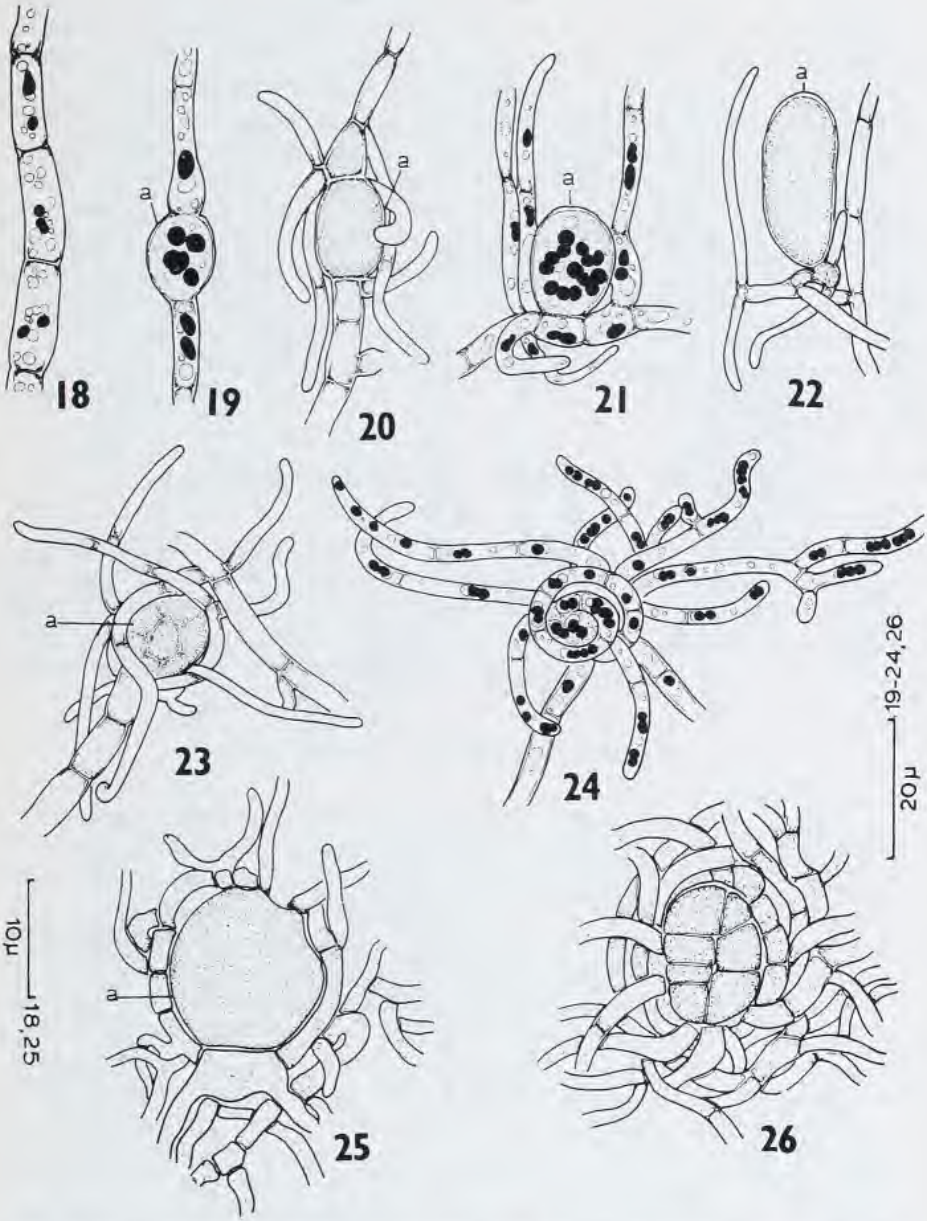


Fig. 18-26: *Monographella nivalis*. — 18: portion of a hypha showing binucleate cells; 19: an intercalary multinucleate ascogonium; 20 & 23: narrow hyphae arising from the adjacent cells of the intercalary ascogonium; 21: a multinucleate lateral ascogonium; In 21 & 22, note the narrow hyphae arising from the subtending cells of the ascogonia; 24: narrow hyphae showing multinucleate cells; 25: section of primordial ascoma showing the ascogonium surrounded by narrow hyphae; 26: multiseptate ascogonium embedded in a mass of interwoven hyphae.

Source : MNHN, Paris

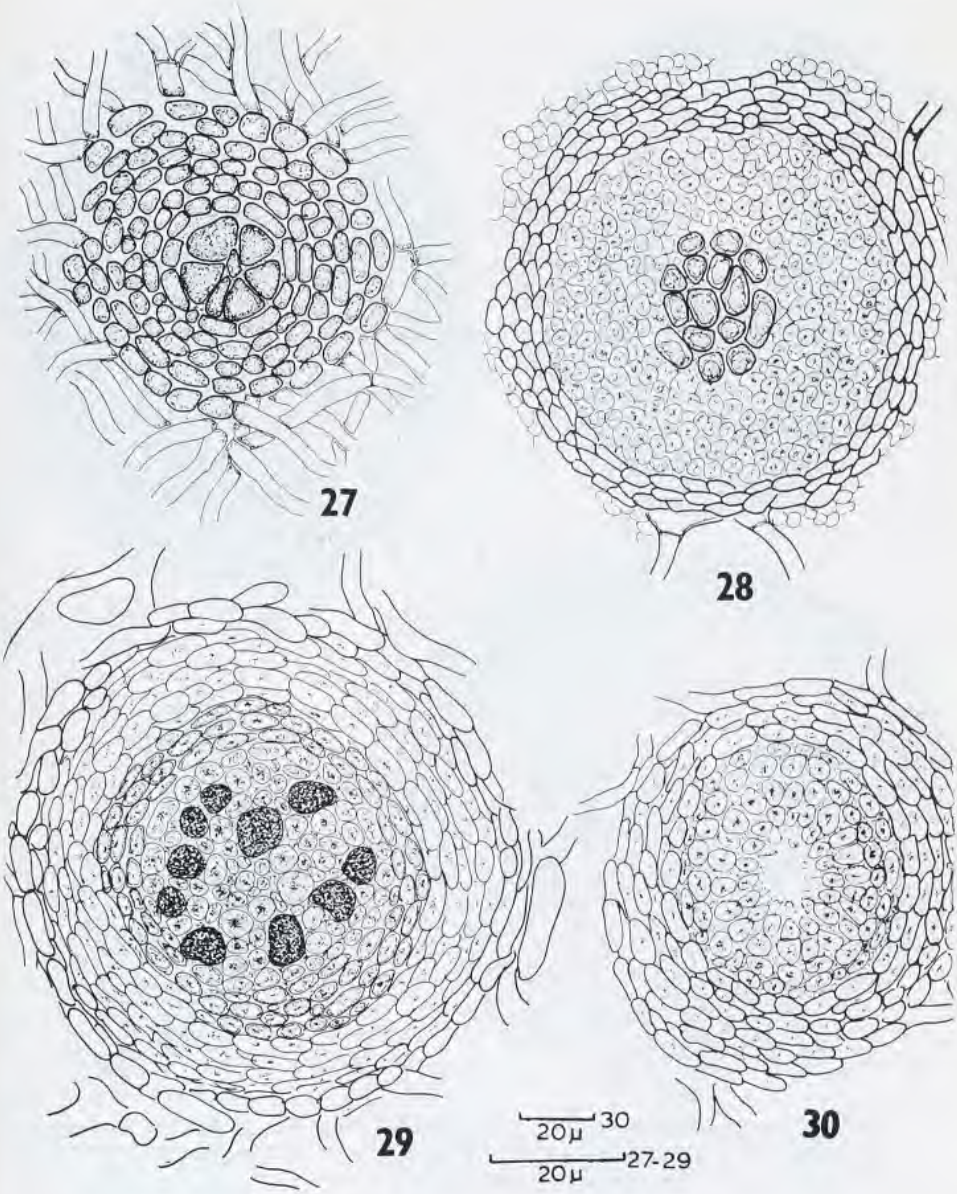


Fig. 27-30: *Monographella nivalis*. — 27: section of a young ascoma with a few ascogonial cells surrounded by 3-4 layers of cells; 28 & 29: Few ascogonial cells scattered in a mass of thin-walled, angular cells; 30: section of the ascoma. Note the centripetally arranged pseudoparenchymatous cells.

Source : MNHN, Paris

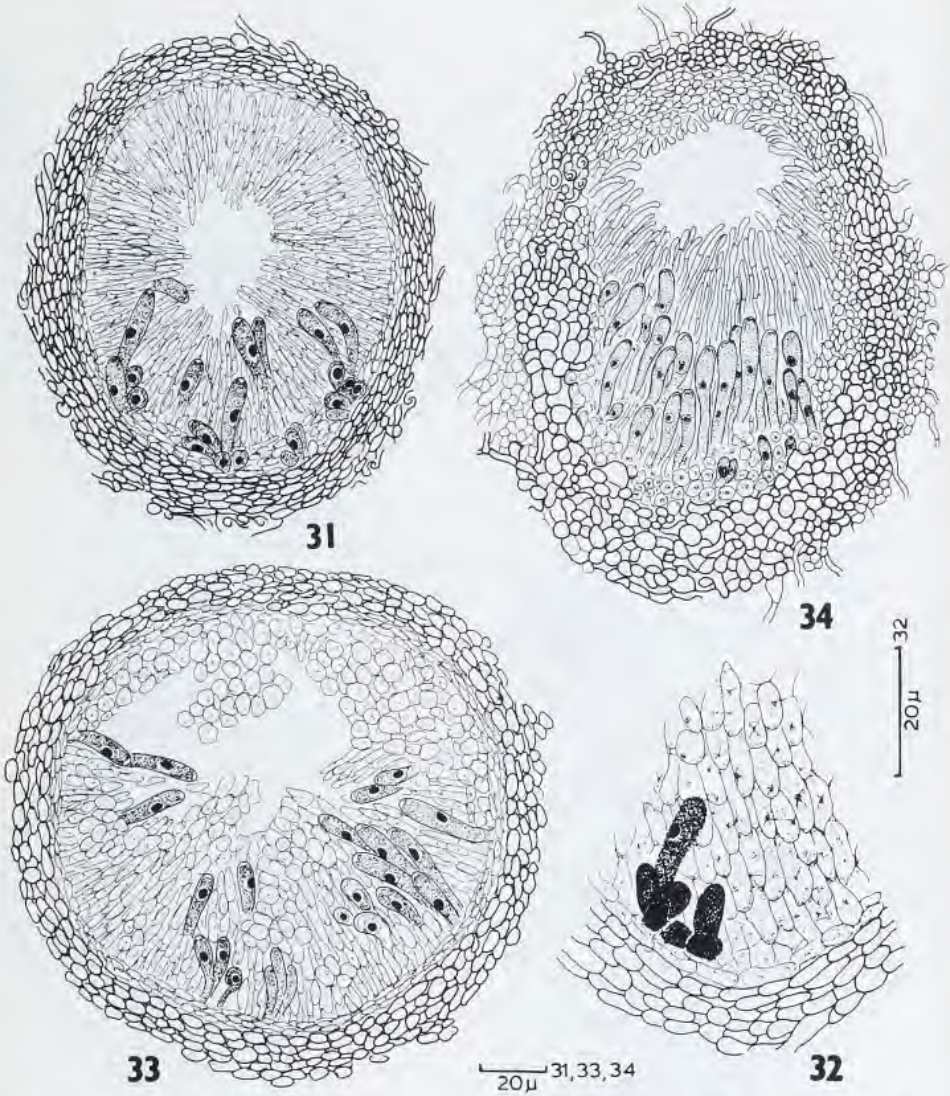


Fig. 31-34: *Monographella nivalis.* – 31 & 32: advanced stages of fig. 30; 33: note the strands start disintegrating in the roof of the centrum; 34: section of an ascoma showing the developing asci interspersed with paraphysis-like strands.

ded by 3-4 layers of compactly arranged cells (fig. 27; Plate I, 8). These cells in the periphery of the young ascoma are formed by the repeated division of the interwoven hyphae surrounding the ascogonium. They constitute the future perithecial wall. With the further development of the ascoma, the wall becomes much thicker and its cells translucent. A section of the young ascocarp at a

Source : MNHN, Paris

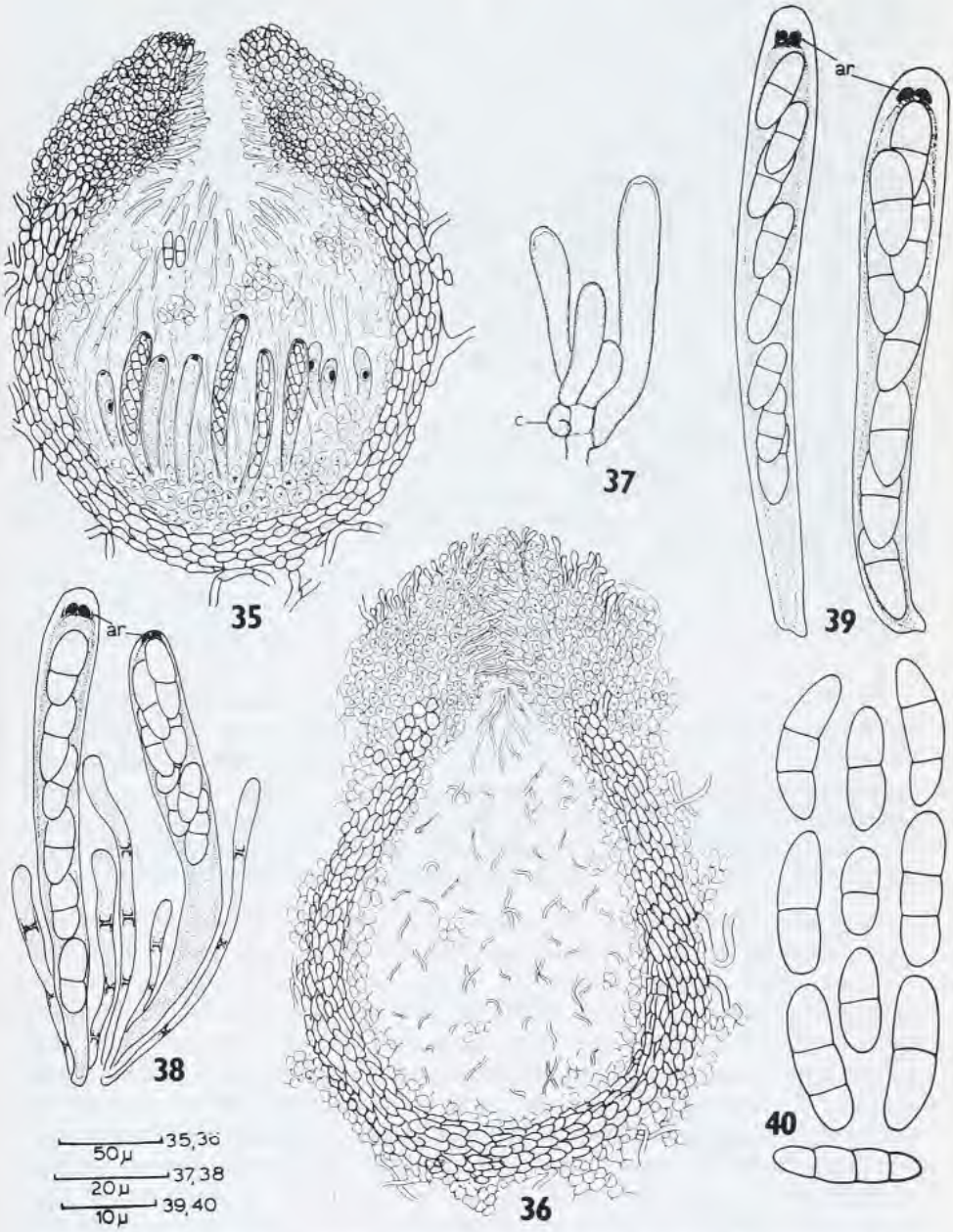


Fig. 35-40: *Monographella nivalis.* 35: section of a mature ascoma; 36: section of a over matured perithecium. Note the remnants of paraphysis-like strands; 37: an ascogenous system, c-croziar; 38: asci with paraphysis-like strands, ar- amyloid ring; 39: asci; 40: ascospores.

Source : MNHN, Paris

slightly later stage shows a few large ascogonial cells scattered in a mass of thin-walled small angular, uninucleate cells in the centrum (fig. 28 & 29; Plate I, 9). Though the exact origin of these thin-walled cells cannot be ascertained, at a slightly later stage in the development of the ascoma, these cells are seen arranged in compact rows from the periphery of the cavity inward (fig. 30; Plate II, 10). These cells comprise the sterile tissue of the centrum. These thin-walled cells then realign into centripetally arranged compact strands (fig. 31; Plate II, 11). These centripetally arranged strands eventually start disintegrating from the roof of the centrum (fig. 33) but those at the base and the sides apparently get compressed into paraphysis-like strands (fig. 34; plate II, 14). Asci develop from the ascogenous cells now occupying the base of the centrum with the intervention of croziers (fig. 31, 34 & 37; Plate II, 15). Asci grow in a hymenium among the paraphysis-like strands from the base and sides of the ascoma (fig. 35).

Meanwhile hyphal cells in an area of the perithecial wall at the apex of the ascoma become meristamatic and grow upward and develop into an ostiole. The cells of the ostiolar region are thin-walled, hyaline and stain deeply. The ostiolar canal is formed schizogenously and is lined with delicate periphyses (fig. 35; Plate II, 15, 16).

DISCUSSION

The *Nectria*-type centrum (LUTTRELL, 1951) is characterized by the formation of a true perithecium with apical paraphyses growing downward from the roof of the centrum. The *Nectria*-type is considered characteristic of the order Hypocreales and has been reported in several species of Hypocreaceous genera (VINCENS, 1917; SEELER, 1940; LUTTRELL, 1944; DOGUET, 1956, 1957; HANLIN, 1961, 1963, 1965, 1971; STRIKMANN and CHADEFAUD, 1961; PARGUEY-LEDUC, 1964, 1967; CANHAM, 1969; SAMUELS, 1973).

In *Monographella nivalis* the ascoma is initiated by the development of a one-celled, globose, multinucleate ascogonium. The ascomal wall is a product of development of hyphae from the cells adjacent to or subtending the ascogonium. Further enlargement of the ascomal primordium takes place by the division of cells constituting the pseudoparenchymatous centrum. These cells later realign to form centripetally arranged compact strands. As the ascoma matures, the centripetally arranged strands in the region of the roof of the centrum disintegrate, but those at the base and sides apparently get compressed into paraphysis-like strands. An ostiolar papilla develops following vertical alignment and enlargement, and division of cells of the ascomal wall in that region. An ostiolar canal develops schizogenously with periphyses lining the canal. The ascogenous cells give rise to asci with the intervention of croziers. Each mature ascus possesses an amyloid apparatus at its apex.

A striking feature of the *Monographella nivalis* centrum is the presence of paraphysis-like strands interspersed with the asci. These strands are filamentous, septate, free and rounded at the apex. Although these strands resemble para-

Source : MNHN, Paris

physes, we have not seen them growing from the base or from the roof of the centrum, and they seem to be formed by the realignment of previously existing pseudoparenchymatous tissue by compression during the development of the ascoma. The features of centrum development which we have observed in *Monographella nivalis* apparently have not so far been reported in any Hypocrealean fungus. Although the presence of centripetally arranged strands has been reported in primordial ascomata of *Nectria ribis* (Tode) Rabenh. (VINCENS, 1917), *Hypocrea schweinitzii* (Fr.) Sacc. (HANLIN, 1965), *Hypomyces aurantius* (Persoon ex Fr.) Tul. (SAMUELS, 1973), in these species the strands seem to arise as thin, short filaments from the innermost layer of the wall of the young ascoma, in contrast to the realignment of previously existing pseudoparenchymatous tissue into paraphysis-like strands seen in *Monographella nivalis*.

Another interesting feature of *Monographella nivalis* is the amyloid apparatus that characterises its ascus. As far as we know the only other Hypocrealean fungus which has similar asci with an amyloid apparatus is *Hyponectria buxi* A.P. de Candolle ex Desmazières) Sacc. Unfortunately, we know nothing about the developmental morphology of *H. buxi*.

We have described some of the features of *Monographella nivalis* which seem to be unique in some respects. Centrum development in *Monographella nivalis* deviates from the *Nectria*-type : the non carbonized nature of its perithecial wall, and the fleshy nature of its perithecia are, however, hypocrealean features *.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the Director, Commonwealth Mycological Institute, Kew, England, for the culture of *Fusarium nivale* on which the present study is based and to the Director, University Botany Laboratory, Madras, for facilities. One of us (DJB) is thankful to the Indian University Grants Commission for the award of a fellowship.

REFERENCES

ARX J.A. von und MULLER E., 1975 — A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. *Studies in Mycology* 9 : 1-159.

BOOTH C., 1964 — Studies of pyrenomycetes VII. CMI Mycol. Papers 94 : 1-16.

BOOTH C., 1971 — The genus *Fusarium*. Commonw. Mycol. Inst. Kew, 237 p.

CANHAM S.C., 1969 — Taxonomy and morphology of *Hypocrea citrina*. *Mycologia* 61 : 315-331.

DOGUET G., 1956 — Morphologie et organogénie du *Neocosmospora vasinfecta* E.F. Smith et du *Neocosmospora africana* von Arx. *Ann. Sci. Nat. Bot.* XI, 17 : 353-370.

* The conidial state is not a *Fusarium* fide W. GAMS (ined.).

Source : MNHN, Paris

DOGUET G., 1957 — Organogénie du *Creopus spinulosus* (Fuck.) Moravec. Organogénie comparée de quelques Hypocreales du même type. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 73 : 144-164.

HANLIN R.T., 1961 — Studies in the genus *Nectria* II. Morphology of *N. gliocladioides*. *Amer. J. Bot.* 48 : 900-908.

HANLIN R.T., 1963 — Morphology of *Hypomyces lactifluorum*. *Bot. Gaz.* 124 : 395-404.

HANLIN R.T., 1965 — Morphology of *Hypocrea Schweinitzii*. *Amer. J. Bot.* 52 : 570-579.

HANLIN R.T., 1971 — Morphology of *Nectria haematococca*. *Amer. J. Bot.* 58 : 105-116.

HOHNEL F. von, 1906 — Revision von 292 der von J. Feltgen aufgestellten Ascomycetenformen auf Grund der Originalexemplare. Sitzber K. K. Akad. Wiss. Wien, *Math. Naturw. KL.* 1, Abt. 115 : 1189-1327.

HOHNEL F. von, 1918 — Mykologische Fragmente. *Annls. Mycol.* 16 : 35-174.

IHSSEN G., 1910 — *Fusarium nivale* Sorauer der Erreger der Schneeschimmelkrankheit und sein Zusammenhang mit *Nectria graminicola* Berk. et Br. *Cbl. Bakt. u. Parasitenkunde* 2. Abt. 27 : 48-60.

LUTTRELL E.S., 1944 — The morphology of *Sphaerostilbe aurantiicola* (B. & Br.) Petch. *Bull. Torrey Bot. Club.* 71 : 599-619.

LUTTRELL E.S., 1951 — Taxonomy of the Pyrenomycetes. *Univ. Missouri Stud.* 24 : 1-120.

MULLER E. und ARX J.A. von, 1955 — Einige Beitrage zur Systematik und Synonymie der Pilze. *Phytopath. Z.* 24 : 353-572.

MULLER E., 1977 — Die systematische Stellung des «Schneeschimmels». *Rev. de Mycol.* 41 : 129-134.

PARGUEY-LEDUC A., 1964 — Développement d'une Nectriale : *Gibberella pulicaris* (Fr.) Sacc. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 258 : 2141-2144.

PARGUEY-LEDUC A., 1967 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes de Pyrénomycètes ascoloculaires. Seconde partie : Les ascocarpes de Pyrénomycètes ascoloculaires unituniqués. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 12 (8) : 1-110.

PETRAK F., 1924 — Mykologische Notizen 7. *Annls Mycol.* 22 : 1-182.

RACIBORSKI M., 1900 — Parasitische Algen und pilze Java's III. *Bot. Inst. Buitenzorg* : 1-49.

RIDDELL R.B., 1950 — Permanent stained mycological preparations obtained by slide cultures. *Mycologia* 42 : 265-270.

SAMUELS G.J., 1973 — Perithecial development in *Hypomyces aurantius*. *Amer. J. Bot.* 60 : 268-276.

SCHAFFNIT E., 1913 — Zur Systematik von *Fusarium nivale* bezw. seiner hohren Fruchtform. *Mycol. Zentralblatt* 2 : 253-257.

SEELER E.V., 1940 — Two diseases of *Gleditschia* caused by a species of *Thyronectria*. *J. Arnold Arboretum* 21 : 405-427.

STRIKMANN E. et CHADEFAUD M., 1961 — Recherches sur les Asques et les Périthèces des *Nectria* et réflexions sur l'évolution des Ascomycètes. *Rev. Gén. Bot.* 68 : 725-770.

VINCENS F., 1917 — Recherches organogéniques sur quelques Hypocreales. Thèse de Doctorat, Paris, 170 p.

WOLLENWEBER H.W., 1913 — *Phytopathology* 3 : 197-242.

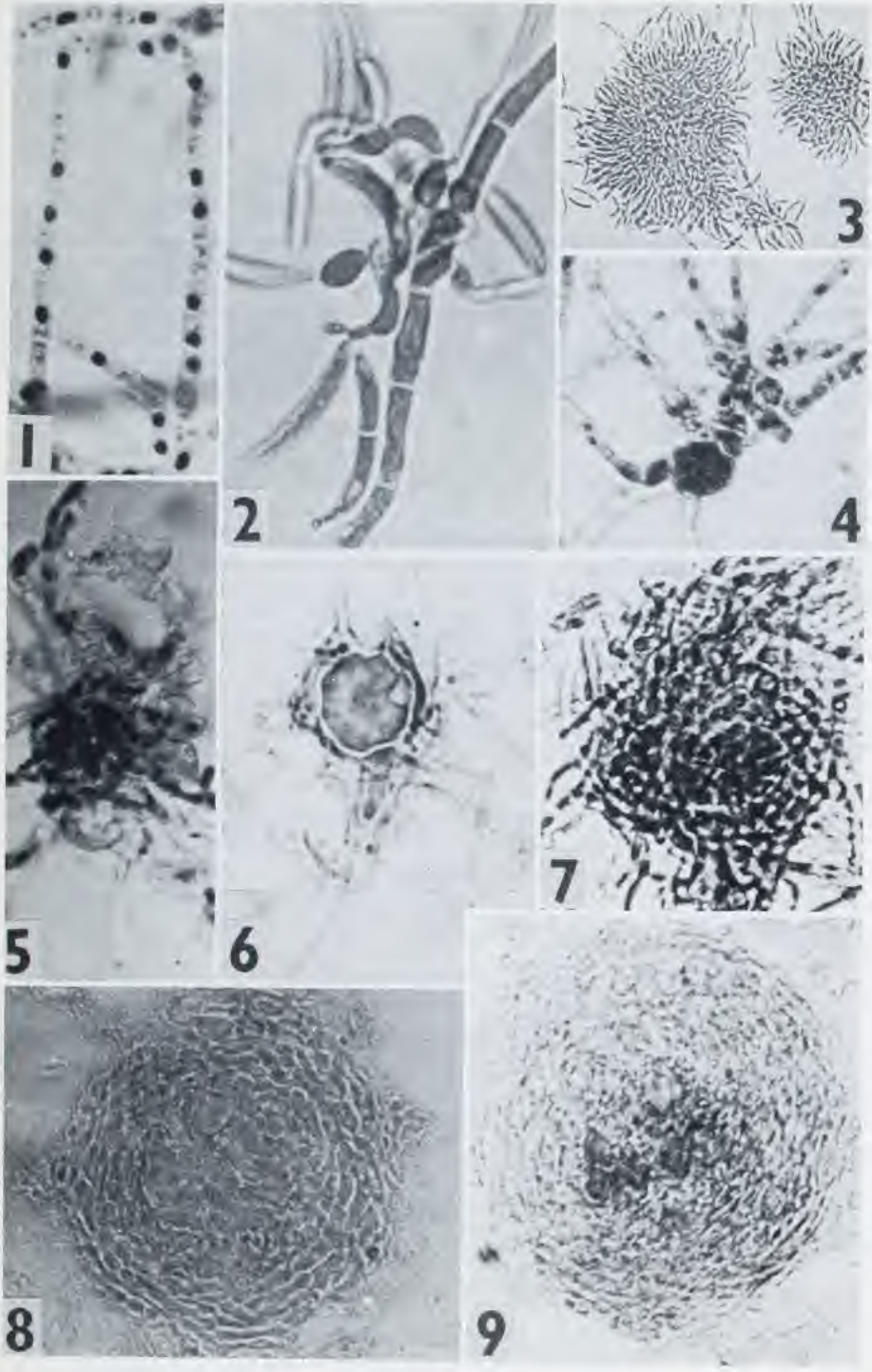
Source : MNHN, Paris

LEGENDS FOR PLATES

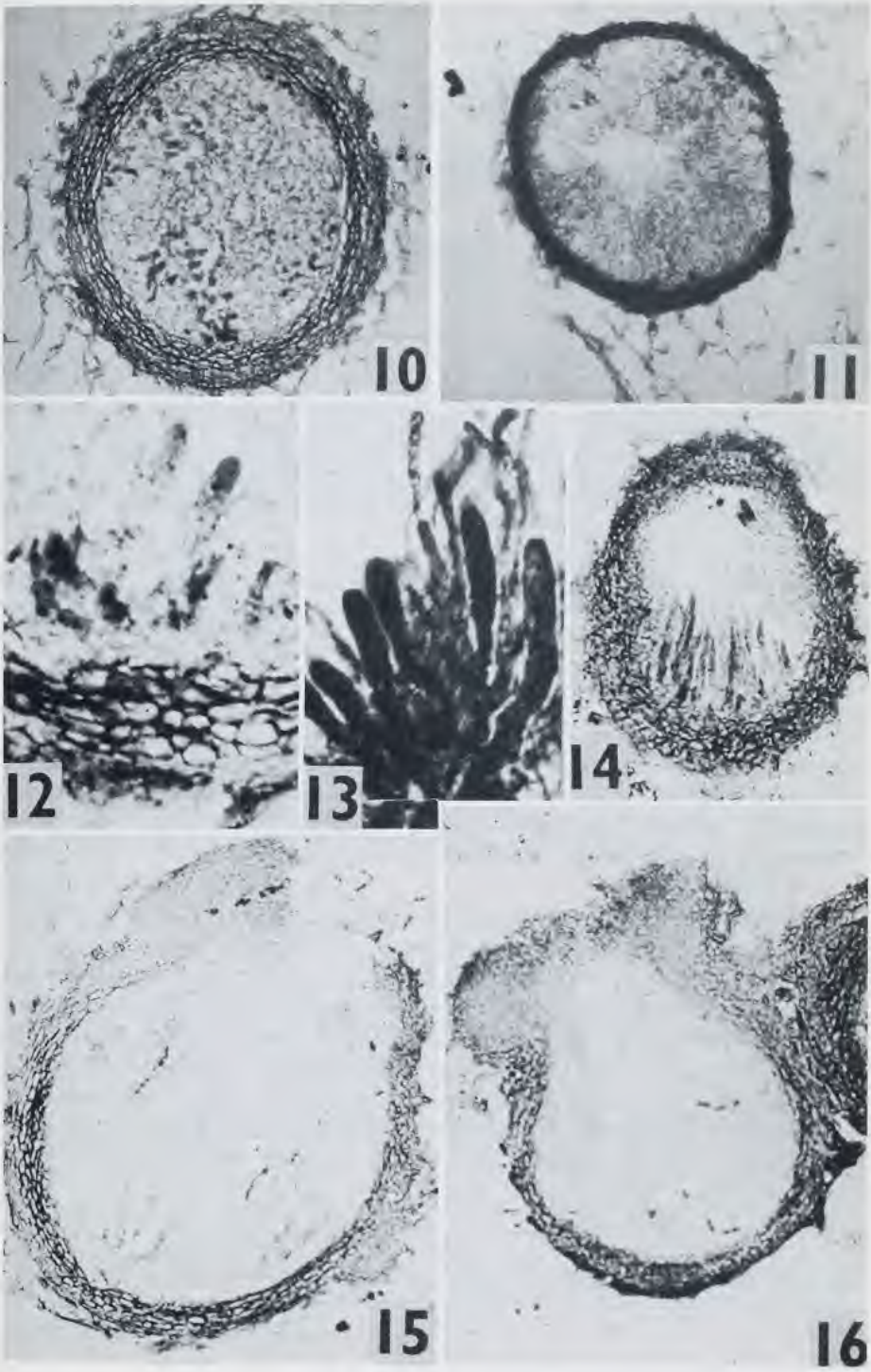
Plate I. – *Monographella nivalis* (fig. 1-9) - 1: Hyphae, showing uni- and multinucleate cells, x 390. 2: Conidiophores bearing phialides and conidia, x 630. 3: Sporodochia, x 210. 4: A multinucleate intercalary ascogonium, x 390. 5: Ascogonium surrounded by narrow hyphae, x 390. 6: Section of a young ascoma showing the globose ascogonium surrounded by narrow hyphae, x 630. 7: A multiseptate ascogonium surrounded by interwoven hyphae, x 630. 8: Section of young ascoma showing a few ascogonial cells surrounded by 3-4 layers of cells, x 630. 9: A few ascogonial cells embedded in a mass of thin-walled angular cells, x 630.

Plate II. – *Monographella nivalis* (fig. 10-16) - 10: An advanced stage of fig. 9, x 210. 11: Section of an ascoma showing centripetally arranged compact rows of pseudoparenchymatous cells, x 210. 12: Portion of a section of an ascoma enlarged, x 630. 13: A fascicle of developing asci interspersed with paraphysis-like strands, x 630. 14: Section of a perithecium showing the developing asci interspersed with paraphysis-like strands, x 210. 15 & 16: Sections of a mature perithecia. Note the ostiolar canal lined with periphyses, x 210.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONIDIOGENESE ET CONIDIES CHEZ SPEGAZZINIA TESSARTHRA (BERK. et CURT.) SACC.

par M.F. ROQUEBERT*

RÉSUMÉ. — La conidiogenèse et la morphologie sporale de *S. tessarthra* sont analysées en microscopie électronique à transmission. L'étude porte principalement sur l'évolution des parois au cours de ces diverses étapes. La position systématique de quelques Hyphomycètes à croissance basauxique est discutée.

SUMMARY. — Evolution of walls during conidiogenesis and conidial morphology in *S. tessarthra* are analysed by electron Microscopy. Taxonomic position of basauxic conidiophores Hyphomycetes is discussed.

Dans sa classification des champignons imparfaits, HUGHES (1953) créa une section particulière pour les Hyphomycètes dont le conidiophore s'accroit par la base (section VIII). Dans ce groupe il situe, entre autres, *Arthrinium* Kunze ex Fr., *Dictyoarthrinium* Hughes, *Endocalyx* Berk. et Br. et *Spegazzinia tessarthra* (Berk. et Curt.) Sacc.

Parmi tous ceux-ci, *Spegazzinia tessarthra* est relativement fréquent en région tropicale ou sub-tropicale sur les végétaux ou autre matériau cellulosique qu'il décompose (DAMON 1953). Bien que ce champignon soit particulièrement remarquable par la morphologie de ses spores portées sur un long pédicelle, évoquant un trèfle à quatre feuilles, et par son mode de sporogenèse, peu de travaux ont été réalisés sur cet organisme jusqu'en 1974.

A cette date, COLE publia une analyse très complète de la reproduction végétative de cet Hyphomycète, grâce à une série de microphotographies (time-lapse) réalisées aux microscopes optique et à balayage. Nous nous proposons

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. L.A. 257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

de compléter ces observations, au niveau des parois en particulier, par une étude ultrastructurale au microscope électronique à transmission.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La souche que nous avons examinée a été isolée sur feuilles d'*Elaeis* en 1975, à Dabou (Côte d'Ivoire) et nous a été aimablement communiquée par Monsieur RENARD.

Sa culture se réalise facilement sur milieu Malt-Agar à 22°. Au dixième jour de culture, les zones conidiogènes sont visibles sous forme de granulations noires, superficielles. Celles-ci sont formées de filaments enchevêtrés sur lesquels se différencient des cellules conidiogènes ampulliformes portant une conidie qui se cloisonne rapidement en quatre cellules. Plus tard, la spore se trouve portée hors de la cellule-mère par suite de l'accroissement intercalaire d'un conidiophore. Les conidies sont diversement ornementées : quelques unes sont presque lisses, d'autres présentent des ornementations au niveau des sillons qui les traversent ou encore des épines longues réparties sur toute la surface de la spore. Lorsqu'elles se détachent, les conidies entrainent avec elles un long filament qui semble cassé à son extrémité libre. L'ensemble de tous ces éléments possède une paroi épaisse et fortement mélanisée.

Pour l'observation au M.E.T., les cordons de mycélium fertile, facilement détachables de la surface, sont prélevés et plongés immédiatement dans le mélange fixateur : Glutaraldéhyde-paraformaldéhyde 6% + tampon caccodylate de sodium, pH 7,4. Après passage sous vide les échantillons sont maintenus dans le fixateur pendant six heures à la température de la pièce. A la suite de cette première fixation et après rinçage dans le tampon, les échantillons sont mis dans un bain d'Acide Osmique à 1% pendant douze heures. La fixation est suivie d'une déshydratation dans l'alcool et d'une inclusion dans l'Épon. Les coupes fines sont recueillies sur grilles collodionnées et carbonnées, puis observées au M.E.T. Hitachi.

L'étude de la germination a été effectuée au moyen d'une suspension de spores dans un milieu nutritif (jus de carotte filtré) mise à incuber à 22° pendant dix heures environ. Les étapes de la germination étant suivies au microscope optique, la culture est centrifugée, le culot est récupéré et soumis à la technique de fixation déjà citée.

OBSERVATIONS

a) Conidiogenèse : Les hyphes mycéliennes bourgeonnent latéralement des cellules très rapprochées les unes des autres. Celles-ci se renflent au sommet et une cloison sépare bientôt un élément basal ampulliforme, d'un élément apical plus ou moins sphérique qui représente la future conidie (fig. 3). Cette dernière cellule, à son tour se trouve cloisonnée mais dans un plan oblique par rapport à l'axe du filament, ce qui est tout à fait remarquable (fig. 3). C'est,

Source : MNHN, Paris

par contre dans un plan perpendiculaire au premier setpum que s'établissent une deuxième puis une troisième cloison qui conduisent à la formation des quatre cellules de l'ensemble conidien (schéma 1 et fig. 1 et 4). A ce stade, aucune ornementation n'est encore visible à la surface de la spore dont la paroi, peu épaisse, est en continuité avec celle de la cellule basale (fig. 1). Puis il se produit une mélanisation accompagnée d'un épaississement pariétal important de ces deux éléments. La partie supérieure de la cellule basale s'allonge ensuite et, sous l'effet de cette poussée rapide, la couche externe de la paroi devenue rigide et non extensible, se rompt (fig. 7). Une partie de celle-ci reste attachée à la conidie tandis que l'autre prolonge la cellule basale en une sorte de col (fig. 2). Le filament conidiophore intermédiaire ainsi dégagé continue de s'accroître; sa paroi, issue de la couche interne de la cellule basale (fig. 2), sera à son tour mélanisée. Par suite de cet allongement la conidie se trouve portée hors de la cellule conidiogène. Elle sera libérée par rupture ou désagrégation de ce filament dont elle conservera sur une des quatre cellules, la trace d'in-

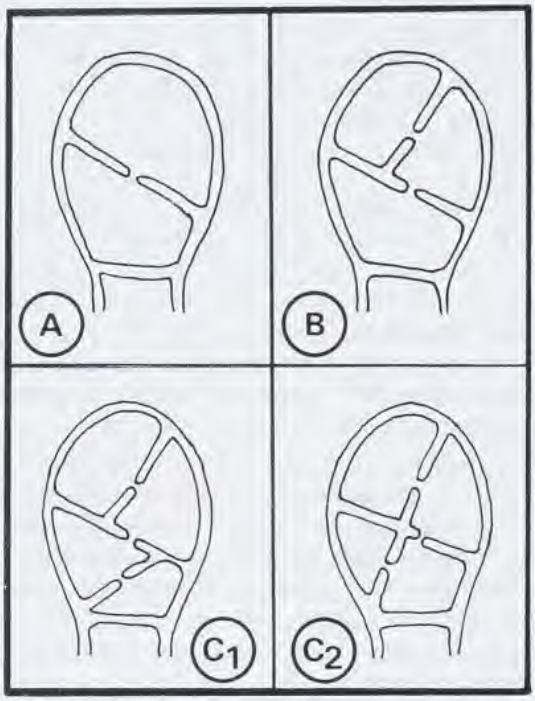


Schéma 1. – Mode de formation des cloisons intraconidiennes conditionnant la présence d'un seul septum non perforé sur les quatre. – a) Formation centripète de la première cloison à partir de la paroi latérale, avec un pore central. Les suivantes prendront leur origine sur cette première cloison d'une part, et sur la paroi latérale d'autre part. b) Formation du 2ème septum perforé. c_1) et c_2) Deux modes possibles d'établissement du 3ème septum conduisant, dans les deux cas, à la formation de 3 cloisons perforées et une continue.

Source : MNHN, Paris

sertion primitive (fig. 8). La continuité cytoplasmique entre le conidiophore et la conidie persiste sans doute un certain temps, la cloison qui les sépare étant percée d'un pore avec corps de Woronine (fig. 8).

b) Conidies : L'élément conidien est formé de quatre cellules dont trois communiquent entre elles par des pores (fig. 6).

La succession des cloisonnements, telle que nous avons pu la suivre, implique en effet qu'il y ait trois pores et non quatre, comme on pourrait le concevoir. En effet, la première cloison se forme normalement de façon centripète et reste perforée. Les deux autres s'établissent, selon le même mode, en prenant appui d'une part sur la paroi externe de la conidie, d'autre part sur une partie pleine de la première cloison (fig. 4). Comme nous pouvons le voir sur le schéma 1, la communication entre les cellules n'est pas la même selon que la troisième cloison se forme d'un côté ou de l'autre du pore du premier septum. Il y a donc théoriquement deux modes de communication cellulaire possible (C_1 et C_2) mais obligatoirement 3 pores sur 4 cloisons. Au fur et à mesure de sa maturation, la paroi de l'ensemble conidien se différencie. La partie médiane de chaque septum est formée de fibres longitudinales portant des granulations dématiées (sans doute de nature mélanique) disposées parallèlement (fig. 6 et 10). La taille et la densité de ces granules s'accroît vers l'extérieur suggérant que ceux-ci pourraient bien participer à l'édification de la couche externe, mélanisée, de la paroi. Cette dernière, assez épaisse, présente par contre un aspect uniforme dense, très noir (fig. 6 et 10), s'amincissant vers les sillons qui démarquent les cellules. A ce niveau elle pénètre vers l'intérieur et s'applique aux extrémités de la zone fibrillaire qui, elle-même s'est dédoublée. Les conidies verruqueuses présentent des épaississements protubérants de cette paroi externe au niveau des sillons. Les spinuleuses par contre, portent des digitations très marquées à l'intérieur desquelles pénètre le cytoplasme (fig. 11). Les ornementations sont donc dans ce cas, de véritables prolongements de la cellule et non des excroissances de la couche externe de la paroi comme cela se produit dans la plupart des cas d'ornementations sporales.

Au niveau des pores intra-conidiens comme entre la conidie et la conidiophore, on observe des corps de Woronine (fig. 6 et 8). Quant aux noyaux, il semble que leur répartition au cours de la conidiogenèse se fasse de façon très régulière. Au stade de la première cloison le noyau conidien s'est divisé en deux. (fig. 3). Chaque territoire nouvellement délimité est uninucléé, une mitose précédant vraisemblablement la formation de chaque cloison. La cellule-mère conserve longtemps un noyau relativement gros (fig. 5). Le rapport nucléoplasmique élevé semble témoigner d'une assez grande activité de synthèse à ce niveau; ainsi se trouverait justifié l'hypothèse de la croissance «basauxique» du conidiophore.

Chaque cellule de conidie mûre est bi- ou pluri-nuclée (fig. 6).

c) Germination : Peut-être en relation avec ce dernier phénomène, on constate que chaque élément du propagule est capable de produire un ou deux filaments germinatifs. Ceux-ci sont émis au niveau des sillons où la paroi externe est moins rigide (fig. 12, 13 et 14). Au point d'émergence du filament, les

Source : MNHN, Paris

granules mélaniques sont expulsés (fig. 12), les fibrilles qui les portent se désagrègent (fig. 12 et 14) et les plaques rigides de la paroi se trouvent écartées, laissant le passage à l'apex du filament germinatif (fig. 12 et 14). Celui-ci est enveloppé de la couche la plus interne de la paroi de la cellule dont il est issu (fig. 13 et 14). Nous avons observé à plusieurs reprises que deux filaments germinatifs sortent simultanément de chaque côté du sillon.

DISCUSSION

L'analyse fine de la conidiogenèse faite par COLE (1974) révélait clairement le mode de formation de divers types de conidies chez *S. tessarthra*. Cependant, l'observation ultrastructurale des coupes nous a permis de préciser un certain nombre de points qu'une observation de surface telle qu'elle est réalisée au M.E.B., ne permettait pas d'expliciter. Au niveau des parois en particulier nous avons pu suivre l'évolution des divers constituants lors du cycle de reproduction asexuée.

La cellule conidiogène se forme de façon entéroblastique à partir de l'hyphe végétative (fig. 15) (COLE, 1974). Par un simple cloisonnement subapical elle donne naissance à une aleuriospore (BARRON, 1968). Comme on l'observe couramment dans ce type de spore, la conidie garde à la base une sorte de collerette, trace de son insertion sur la cellule conidiogène. Cette aleurie subit ensuite une série de septations (euseptations) qui en font un ensemble de quatre cellules semblables, juxtaposées, sans enveloppe commune et communiquant entre elles obligatoirement par trois pores.

La paroi située à la périphérie de la spore est composée d'une couche interne hyaline, épaisse de 4 à 5μm environ, et d'une externe, densément mélanisée sensiblement plus épaisse puisqu'elle peut aller jusqu'à 10μm. Cette composition pariétale est assez semblable à celle qu'ont décrite ELLIS et GRIFFITHS (1974) chez deux aleuriosporés dématiés : *Humicola grisea* et *Epicoccum nigrum*.

Nous avons pu mettre en évidence la structure fibrillaire de la paroi mitoyenne des cellules conidiennes. La reconstitution de la spore dans l'espace, à l'aide de nombreux plans de coupe différents permet en outre d'affirmer la disposition longitudinale de ces fibrilles et leur séparation en deux parties au niveau des sillons. En outre, la disposition des granules mélaniques, de plus en plus dense vers l'extérieur, évoque la migration de ces corpuscules vers l'extérieur et leur agrégation à ce niveau accompagnée d'une rigidification de la paroi.

La localisation et l'évolution de ces granules correspond au processus de mélanisation proposé par ELLIS et GRIFFITHS (1974). Par ailleurs, leur dispersion en milieu liquide lors de la germination se fait selon un mécanisme comparable à celui qu'a décrit REISINGER (1972 et 1977).

La formation du tube germinatif par évagination de la couche hyaline, la plus interne de la paroi, est analogue à celle que décrit ELLIS (1978) chez *Epicoccum purpurascens*. Dans ce dernier cas cependant, la lyse progressive et la décomposition structurale de la couche externe mélanisée n'avait pas été décrite.

Source : MNHN, Paris

Il semble enfin, que chaque cellule possède ici les mêmes potentialités de germination puisque nous avons régulièrement observé la sortie de filaments germinatifs symétriques par rapport aux sillons conidiens.

La nature de l'ornementation des spores est originale chez *S. tessarthra* puisque les épines observées sont, en réalité, constituées par des excroissances du cytoplasme et non par de simple replis de la couche externe de la paroi comme c'est en général le cas.

Le dernier aspect important, et particulièrement intéressant à noter dans le développement de ce champignon, est la formation du conidiophore. On assiste ici à une repousse endogène du cytoplasme de la cellule basale dont la paroi se rompt sous la pression du nouveau filament. Par un mécanisme assez répandu chez les Hyphomycètes (repousses intra-hyphales, phialoconidies, porospores) l'enveloppe pariétale de ce filament prend naissance dans la couche la plus interne de la paroi de la cellule conidiogène.

Comme dans le cas d'un filament mycélien, une continuité cytoplasmique persiste cependant entre les divers éléments de cet ensemble, chaque cloison étant percée d'un pore avec corps de Woronine. Ces derniers s'appliquent étroitement contre l'orifice de la cloison lors de la libération de la conidie afin de contenir le cytoplasme sporal. La présence quasi constante d'un volumineux noyau dans la cellule basale nous conduit, en outre, à y localiser la zone«méristématique» et à considérer cet ensemble conidiogène comme un élément à croissance basauxique.

Si nous voulons rapprocher le mode de formation des spores de *S. tessarthra* d'autres types de conidiogenèse, il est un certain nombre de faits que nous devons rappeler :

Lors de la sporogenèse chez les Hyphomycètes on observe généralement la différenciation successive d'un conidiophore porteur d'une ou plusieurs cellules reproductrices puis, à partir de ces dernières, la formation des conidies. Si ces trois éléments sont bien présents chez *S. tessarthra* ils ne se différencient pas cependant dans l'ordre habituel. C'est d'abord la cellule conidiogène qui apparaît puis la conidie et, en troisième lieu, le conidiophore intercalaire.

Cette aptitude des éléments sporogènes et sporophores à se différencier dans un ordre variable nous parait, en fait, tout à fait intéressant à noter. Avec SUBRAMANIAN (1977), nous pouvons considérer, dans le cas des filaments à croissance basauxique, une série de termes évolutifs conduisant des éléments de la section VIII de HUGHES à ceux de la section IV des phialidés.

En effet, il nous semble que l'élément filamenteux de *S. tessarthra* (section VIII) qui porte une seule conidie terminale et s'accroît à partir d'une cellule basale avec laquelle il est en continuité pariétale, peut être rapproché d'une chaîne de phialoconidies d'*Aspergillus* (ROQUEBERT 1976). Dans le premier cas, seul l'élément terminal possède un caractère conidien tandis que dans le deuxième, chaque segment du filament à croissance basauxique représente une conidie.

Entre ces deux termes se placerait le genre *Arthrinium* (autre représentant de la section VIII de HUGHES) où chaque cellule du filament acropète possède

Source : MNHN, Paris

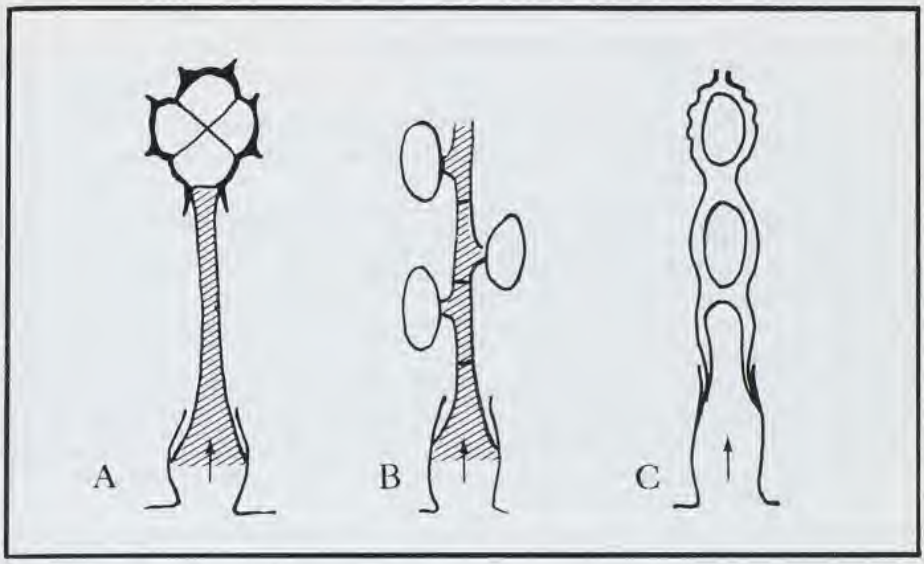


Schéma 2. — Représentation schématique de trois types de filaments conidiogènes à croissance basauxique. a) type *Sp. tessarthra* (section VIII de Hughes): les parties végétative (hachurée) et conidienne du filament sont distinctes. b) type *Arthrinium* (section VIII): les parties végétative et conidiogène sont imbriquées. c) type *Aspergillus* (section IV de Hughes): filament entièrement conidien. Les flèches indiquent le sens de l'accroissement du conidiophore.

une aptitude conidiogène puisque des conidies peuvent se former tout au long du conidiophore.

On peut ainsi concevoir une suite de termes allant du filament à croissance basauxique entièrement conidien (*Aspergillus*) au filament dont les parties végétatives et conidiennes sont distinctes (*Spegazzinia*) et au filament où ces deux potentialités sont imbriquées (*Arthrinium*).

Les études en cours pourront sans doute apporter quelques précisions à cet égard en même temps qu'une meilleure connaissance de la conidiogenèse de ces champignons filamenteux.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle avec la participation financière de l'E.P.H.E. Nous tenons à remercier Melles E. BURY et B. DURAND ainsi que Mme M. DUMONT pour leur assistance technique.

Nous remercions également M. A. BELLEMERE pour l'intérêt qu'il a bien voulu porter à ces recherches.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BARRON G.L., 1968 – The genera of hyphomycetes from soil. Baltimore.

COLE G.C., 1974 – Conidiophore and conidium ontogeny in *Spegazzinia tessarthra*. *Can. J. Bot.* 52 : 1259-1264.

DAMON S.C., 1953 – Notes on the hyphomycetous genera *Spegazzinia* Sacc. and *Isthmospora* Stevens. *Bull. Torrey Bot. Club.* 80 : 155-165.

ELLIS D.H. et GRIFFITHS D.A., 1974 – The location and analysis of melanins in the cell walls of some soil fungi. *Can. J. Microbiol.* 20 : 1379-1386.

ELLIS D.H., 1978 – Fine structure of spore germination in *Epicoccum purpurascens*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 70 : 170-173.

REISINGER O., 1972 – Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques Hyphomycètes à paroi mélanisée. Thèse Sc. Nat., Univ. Nancy., 192 p.

REISINGER O., KIFFER E., MANGENOT F. et OLAH G.M., 1977 – Ultrastructure, cytochimie et microdissection de la paroi des hyphes et des propagules exogènes des Asco- et Basidiomycètes. *Rev. de Myc.* 41 : 91-108.

ROQUEBERT M.F., 1976 – Données récentes sur l'ontogénie des phialospores. *Rev. de Mycol.* 40 : 417-427.

SUBRAMANIAN C.V., 1977 – Phialidic hyphomycetes and their teliomorphs. An analysis. Proceedings of 2nd Conference on Fungi imperfecti. Kananaskis, W.B. Kendrick Ed., in press.

LÉGENDE DES PLANCHES

Planche I

Fig. 1: Cellule basale et conidie à quatre cellules. On notera la continuité pariétale entre les deux éléments et la disposition des cloisons sporales, oblique par rapport à celles de la cellule basale. – Fig. 2: Cellule basale après la libération de la conidie. La paroi du conidiophore est issue d'une couche interne de la paroi de cette cellule. La couche externe mélanisée, rompue, forme une collerette. – Fig. 3: Stade de conidiogenèse antérieur à celui que représente la figure 1. Conidie à une cloison. La partie de la spore qui va se diviser possède deux noyaux. – Fig. 4: Troisième cloisonnement de la conidie (correspondant aux stades C du schéma 1). L'ébauche des lames septales est visibles d'une part sur la paroi externe, d'autre part sous forme d'un amas de vésicules cytoplasmiques au contact du plasmalemme de la première cloison. – Fig. 5: Cellule basale dont le filament conidiophore s'est dégagé. On notera l'importance du noyau par rapport au cytoplasme.

Planche II

Fig. 6: Spore verruqueuse libérée. Sur ce plan de coupe, la trace d'insertion du conidiophore n'est pas visible. On remarquera la disposition longitudinale et parallèle des fibrilles dans le septum, la répartition des granules mélaniques de plus en plus denses vers l'extérieur et la paroi externe, homogène, formant des protubérances au niveau des sillons. Trois des cloisons sont perforées, la quatrième est continue (voir schéma 1). – Fig. 7: Début de formation du conidiophore. La paroi externe de la cellule basale se rompt en deux parties: l'une restera attachée à la conidie, l'autre formera la collerette de la cellule basale (cb:

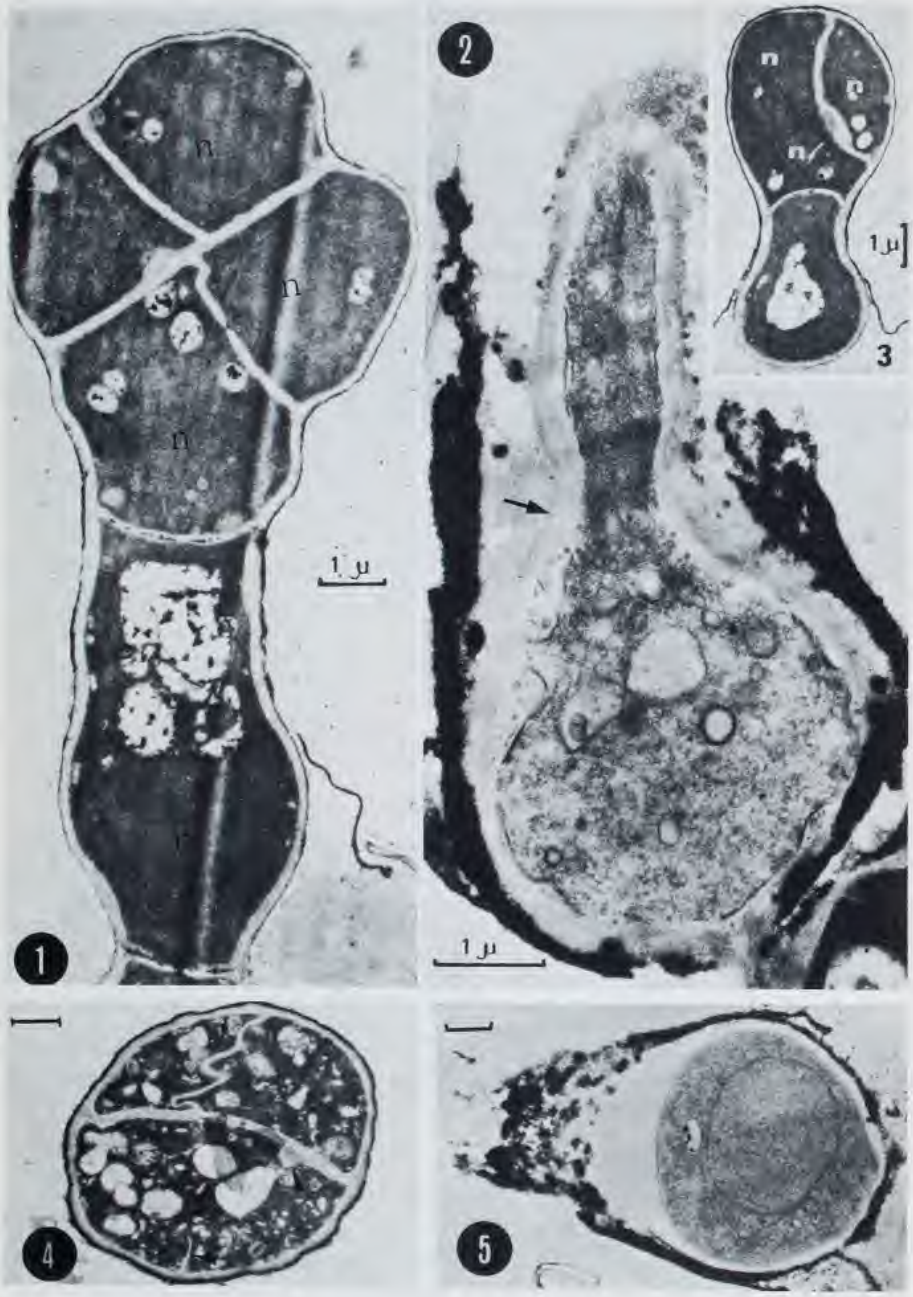
Source : MNHN, Paris

cellule basale). — Fig. 8: Cloison entre la spore (sp) et le conidiophore (cp) avec Corps de Woronine appliqués contre le pore. Les restes de la paroi du conidiophore sont visibles à la base de la spore.

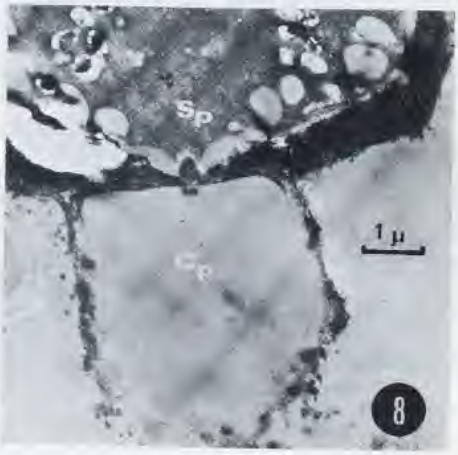
Planche III

Fig. 9: Détail de la paroi conidienne montrant la présence d'une couche interne hyaline C_2 et d'une externe C_1 dématiée, dense à la périphérie de la spore et fibrillaire et granuleuse à la jonction des deux cellules sporales. Les granules mélaniques sont de plus en plus denses vers l'extérieur. — Fig. 10: Conidie spinuleuse montrant la même composition pariétale à deux couches et les digitations externes du cytoplasme à l'intérieur des épines. — Fig. 11, 12 et 13: Diverses étapes de la désagrégation de la couche externe de la paroi lors de la germination. Libération des granules mélaniques et séparation des fibrilles (13). Formation du tube germinatif enveloppé de la couche la plus interne de la paroi, C_2 (12). En 11, deux filaments germinatifs se forment de façon symétrique par rapport à la cloison. — Fig. 14: Formation entéroblastique de la cellule sporogène Csp, à partir de l'hyphe végétative. Les flèches soulignent l'interruption de la paroi du filament.

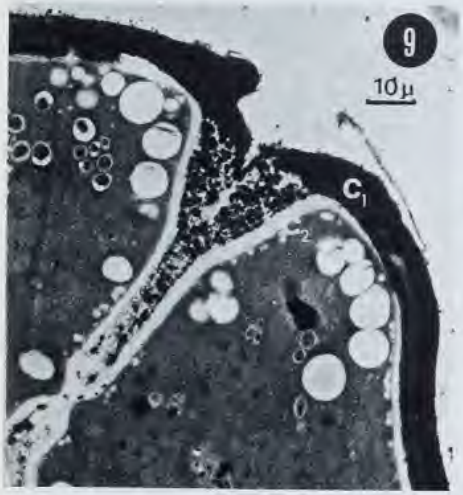
Source : MNHN, Paris

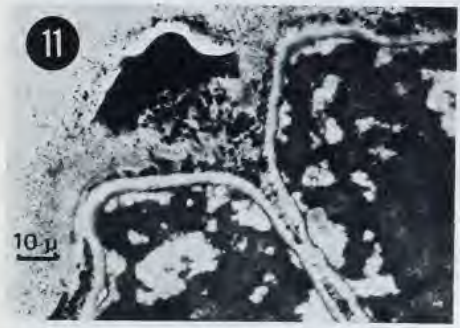


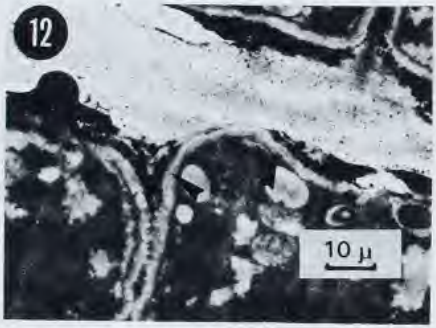
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris







Source : MNHN, Paris

LES ROUILLES DES MEDICAGO

par G. VIENNOT-BOURGIN *

RÉSUMÉ. — Une analyse bibliographique très complète, des prélèvements multiples effectués en nature, des consultations d'herbiers permettent d'affirmer qu'en Europe moyenne, et plus particulièrement dans les régions méditerranéennes, de même qu'en Afrique du Nord et en Moyen-Orient, la Luzerne (*Medicago sativa*), de même que différentes espèces de *Medicago* spontanés, hébergent souvent un *Uromyces* bien distinct morphologiquement de l'espèce classique : *U. striatus* Schroet. Cette espèce, dont les spores (principalement les téleutospores), manifestent une certaine analogie avec celles d'*U. anthyllidis*, doit être désignée *U. magnusii* Kleb. Elle se comporte en Hémi-forme.

Des essais de transmission expérimentale ont montré que: 1. l'*Uromyces magnusii* est inféodé strictement au genre *Medicago*. 2. des caractéristiques d'ordre biologique, en conformité avec certaines constantes dans la biométrie des urédospores et des téleutospores incitent à distinguer, au sein de cette espèce, deux formes spéciales: f. sp. *arabica* Vienn.-Bourg. et f. sp. *sativa* Vienn.-Bourg.

L'*Uromyces magnusii* f. sp. *sativa* s'établit en parasite actif sur la Luzerne en provoquant le jaunissement total ou localisé du limbe, la désarticulation des folioles et leur chute prématurée.

SUMMARY. — In Europe, particularly in mediterranean regions, in North Africa, and also in a part of Middle East, the rust of lucerne is not *Uromyces striatus* Schroet. usually cited on that host, but *Uromyces magnusii* Kleb. The comparative morphology of uredospores and teleutospores of those two rusts is discussed.

For *U. magnusii*, experimental inoculations proved the existence of two *forma specialis*: f. sp. *arabica* Vienn.-Bourg. on wild *Medicago* and f. sp. *sativa* Vienn.-Bourg. on *M. orbiculatis* and *M. sativa*.

Uromyces magnusii f. sp. *sativa* is able to promote injury towards lucerne.

1. DE L'EXISTENCE DE L'*UROMYCES ANTHYLLIDIS* (GREV.) SCHROET. SENS. LAT. SUR *MEDICAGO*.

L'appartenance à l'espèce *anthyllidis* d'un *Uromyces* dont les téleutospores sont ornées de verrues bien visibles, a été essentiellement motivée pour le dis-

* Institut National Agronomique, Lab. de Path. Vég., 16 rue Claude Bernard, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

tinguer de la rouille habituelle des luzernes cultivées et sauvages due à l'*Uromyces striatus* Schroet. Cette dernière espèce, qui se comporte en hétéroxène, possède une aire de répartition géographique très vaste recouvrant toute l'Europe (sauf cependant les régions septentrionales, bien qu'elle ait été signalée dans le sud de la Grande Bretagne et de la Suède, ainsi qu'en Finlande méridionale), où, sur une grande partie tout au moins, elle coexiste avec ses supports écidiens : *Euphorbia cyparissias* L., *gerardiana* Jacq., et *virgata* W. et K. Mais *U. striatus* est en outre largement répandu dans la plupart des régions du globe, sans doute en raison de sa grande polyphagie. On l'observe en effet non seulement sur beaucoup d'espèces de *Medicago* indigènes, introduites, cultivées ou adventices, mais aussi sur de nombreux *Trifolium* spontanés ou cultivés. Par le moyen de ces hôtes multiples, *U. striatus* se dispense fréquemment de la fonction écidienne, en se maintenant et en se transmettant par la voie des urédospores formées sur des supports vivaces. A ces hôtes, dont la pluralité est déjà très notable en nature, on doit ajouter les résultats positifs d'infections expérimentales obtenus soit à partir du stade écidien sur *Euphorbia cyparissias* (contamination de *Pisum arvense* L. et *sativum* L. selon GUYOT et MASSENOT, 1953; de *Pisum arvense* selon DUPIAS, 1953), soit de *Medicago* à *Medicago*.

L'une des caractéristiques essentielles des spores de *U. striatus* est la présence, sur la paroi de la téleutospore, qui est fauve-clair et n'atteint pas 2μm d'épaisseur, de crêtes longitudinales allant souvent de l'insertion du pédicelle de la spore à l'apex (Fig. 1). Sur certains spécimens, la nature de l'ornementation semble en rapport avec celle de la plante-hôte, ces plissements se réduisant quelquefois à des tubérosités inégales, généralement plus ou moins ordonnées en ligne. Au stade urédospore, *U. striatus* peut être identifié, à défaut de caractéristiques biométriques qui ne sont pas toujours pleinement significatives, grâce à l'existence de 4 pores germinatifs dont 2 sont en position équatoriale ou sub-équatoriale (Fig. 2).

De très nombreuses références bibliographiques, des prélèvements multiples effectués en nature, la consultation de matériaux d'herbier de différentes provenances, nous ont permis de définir le comportement d'une rouille bien distincte de *Uromyces striatus* à l'égard des luzernes cultivées et sauvages. La désignation de cet *Uromyces* a nécessité la résolution d'un problème d'ordre systématique, 3 espèces d'*Uromyces* à téleutospores ornées de verrues ayant été prises en considération sur *Medicago : Uromyces anthyllidis* (Grev.) Schroet., *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus* Trotter, *U. magnusii* Kleb.

Medicago arabica All. a été envisagé comme un des supports de *U. anthyllidis* en Yougoslavie (détermination JAAP, 1916, urédospores seules), Italie, selon SYDOW, 1935, Grèce d'après MAIRE et POLITIS, 1940 (urédospores et téleutospores), France (aux environs de Toulouse, selon DUPIAS, 1945, stade urédospore seul). Indépendamment de ce *Medicago*, la mention de l'*U. anthyllidis sens. lato* est faite sur *M. coronata* Desr., en Grèce, par SYDOW (1921), *M. hispida* Gaertn. en Yougoslavie dans plusieurs localités, d'après JAAP (1916), (urédospores seules); en Bohème et Moravie (d'après HRUBY, 1927) sur *M. minima* Lam.; sur *M. orbicularis* All., d'abord en Yougoslavie

Source : MNHN, Paris

(JAAP, 1916), puis en Algérie où MAIRE (1918) signale cette espèce particulière (présence des urédospores et des téleutospores). JORSTAD (1960) signale *U. anthyllidis* sur *Medicago rigidula* Desr. en Iran.

On ne peut interpréter ces quelques mentions qu'en admettant qu'elles expriment la séparation, devenue nécessaire, entre deux *Uromyces* hébergés par plusieurs *Medicago*, le plus souvent *M. arabica*, mais aussi *M. coronata, hispida, minima* et *orbicularis*, en tenant compte d'une certaine similitude morphologique par comparaison avec *U. anthyllidis sens. stricto*.

2. VALEUR SYSTÉMATIQUE DE L'*UROMYCES ANTHYLLIDIS* SSP. *MEDICAGINEUS* TROTTER.

On doit tout d'abord remarquer que cette sous-espèce a été décrite en provenance de Libye (TROTTER, 1915), c'est-à-dire d'une région où la diversité des espèces de *Medicago* est notable et comparable à ce que l'on connaît sur presque tout le littoral méditerranéen. *U. medicagineus* y est décrit sur *Medicago coronata* et *M. minima*. Depuis, cette sous-espèce a été prise en considération à de nombreuses reprises, ce qui permet d'ailleurs d'apprécier la répartition géographique de l'*Uromyces* à téleutospores verruqueuses des *Medicago*. L'adoption première de cette dénomination sous-spécifique paraît due à SYDOW (1925) pour un spécimen provenant des récoltes de SAMUELSON en Italie en 1921 sur *Medicago arabica* = *M. maculata* Willd. et *M. minima*. C'est en 1939 et en 1942 que nous avons étudié et caractérisé cet *Uromyces* sur *Medicago arabica* provenant de différentes localités françaises (stades urédospores et téleutospores fréquents) en l'attribuant à *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus*. Une épreuve conduite en serre, réalisée à l'aide d'urédospores prélevées sur *Medicago arabica*, servant d'inoculum destiné à contaminer un grand nombre de Légumineuses (dont *Anthyllis vulneraria* L. qui est l'hôte-type de l'*U. anthyllidis*), nous a permis de reproduire intensément cette rouille sur *M. arabica* et, à un moindre degré, sur *M. minima* et *orbicularis*. Par contre, *Anthyllis vulneraria*, ainsi que tous les autres supports possibles sont demeurés indemnes. Nous admettions alors l'isolement, par suite de spécialisation parasitaire, de la sous-espèce *medicagineus* spontanée sur *Medicago arabica*.

Quelques années plus tard, sur le même hôte (*M. arabica*), MAYOR (1949) récolte cette rouille dans le Tarn et la désigne comme étant *U. magnusii* Schroet.

Par ailleurs, *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus* a été observé sur *Medicago minima*, d'abord en Italie par SAMUELSON, environs de Naples (in SYDOW, 1935) puis au col de Vence (Alpes maritimes) en 1938, par GUYOT qui précise la présence de téleutospores. Au Maroc, GUYOT et MALENÇON identifient à cette sous-espèce, en 1954, un *Uromyces* développé à l'état d'urédospores et de téleutospores sur *Medicago laciniata* Mill. (GUYOT, 1957), tandis que RIEUF (1969) maintient sur cet hôte la dénomination *U. anthyllidis*. Il en est de même sur *M. lappacea* Desr. récolté par CHEVASSUT en Algérie (in GUYOT, 1957). On note également que RAYSS (1951) adopte cette désignation pour un *Uromyces* trouvé en Palestine sur *Medicago blancheana* Boiss. et *M. galilaea*

Source : MNHN, Paris

Boiss. La liste des hôtes connus de l'*Uromyces anthyllidis* ssp. *medicagineus* comprend encore *Medicago rigidula* en Syrie (SYDOW, 1935).

Si l'on se reporte à la diagnose de cette sous-espèce (in SACCARDO, *Sylloge fungorum* 23, p. 651), on remarque, par sa comparaison avec l'*Uromyces anthyllidis sens. stricto*, l'absence de sores à urédospores, la présence exceptionnelle de telles spores formées dans les sores à téleutospores (ces urédospores ne sont toutefois pas décrites). Cette absence peut être en relation avec l'époque de prélèvement. Les dimensions des téleutospores produites dans la diagnose sont cependant sensiblement différentes de celles qu'on relève pour l'*U. anthyllidis* observé sur *Anthyllis vulneraria*, en ce qui concerne tout au moins la largeur des téleutospores :

	extrêmes	fréquence	moyenne
U. anthyllidis sur Anthyllis vulneraria	18-25x17-23	20-23x19-22	21,6x19,3
U. a. ssp. medicagineus (selon diagnose)		20-22x15-16	

(exprimé en µm)

On retiendra de ce qui précède que *Medicago arabica*, dont la répartition géographique est très large, et *M. coronata* qui est localisé au domaine méditerranéen, sont mentionnés à la fois dans la liste des hôtes de *U. anthyllidis* et de *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus*. D'autre part on peut remarquer que les localités déterminées comme étant celles de *Uromyces* ssp. *medicagineus*, sur divers hôtes seraient, de préférence, méridionales, tandis que *U. magnusii* manifesterait une tendance à l'ubiquisme.

3. DE L'EXISTENCE DE L'*UROMYCES MAGNUSII* KLEB. SUR *MEDICAGO*

C'est sur *Medicago minima* Lam. en provenance d'Allemagne, que cette espèce a été décrite (KLEBAHN, *Krypt. Fl. Brand.*, V, 236; diagnose in SACCARDO, *Sylloge fungorum*, 23, p. 651), en 1913. Sur la même plante-hôte, l'Urédinée a été déterminée en Suisse (région du Valais) par MAYOR en 1915 et 1916, en Macédoine en 1917 (BORNMULLER, in SYDOW, 1921), en Roumanie en 1926 (SAVULESCU in herb.), au Caucase occidental, d'après TRANZSCHEL (1939), en Suède (HYLANDER, JORSTAD et NANNFELD, 1953). Cet *Uromyces* existe en France dans de nombreuses localités (VIENNOT-BOURGIN, 1937, 1939 et 1942) sur *Medicago arabica*. Il a été signalé sur cette plante par MAYOR dans le Tarn en 1948. La plupart des récoltes comportent des urédospores et des téleutospores (cf. infra, les données biologiques relatives à cette espèce). Nous l'avons déterminé sur *Medicago ciliaris* Willd. en Tunisie (environs de Mornag, mai 1974 (urédospores et téleutospores), sur

Source : MNHN, Paris

M. echinus DC. à Cherchell, Algérie (juin 1962, leg. AYMONIN, présence d'urédospores et de téleutospores); sur *M. hispida* en Corse (près de Bonifacio, mai 1949, urédospores et téleutospores). Il avait été signalé sur *M. orbicularis* en Espagne (1913) par FRAGOSO peu après qu'il ait été décrit. Sur ce même hôte il a été observé en Provence (1948) par MAYOR et VIENNOT-BOURGIN (1949), puis sous le stade urédospores dans l'Aude (DUPIAS, 1967). Récemment, nous avons examiné un spécimen de *M. rigidula* en provenance de l'Azerbaïdjan (Iran) récolté en 1968 par TERME (urédospores et téleutospores) que nous avons attribué à *Uromyces magnusii*. Sur ce même hôte cet *Uromyces* avait été recueilli dans le massif de l'Elburz en 1959 par PER WENDELBO (JORSTAD, 1960, *sub. nom. U. anthyllidis*).

Le fait biologique, sans doute le plus important, concernant la nature des supports de l'*Uromyces magnusii*, est son existence sur *Medicago sativa* L. (Luzerne cultivée) dans deux localités très distantes l'une de l'autre, à Palaiseau (Essonne) et à Naucelle (Aveyron) au début de l'été 1959 (VIENNOT-BOURGIN et COURTILLOT, 1960). Les sores à urédospores et à téleutospores sont présents. Depuis, cette espèce ne semble pas avoir été retrouvée en France sur cet hôte qui constitue un *matrix nova*. Cependant, au cours de plusieurs missions au Maroc, nous avons constaté, à de nombreuses reprises, que les luzernes de ce pays hébergent couramment cet *Uromyces* (environs de Rabat, nov. 1971, mars 1974, mai 1976, mars-avril 1978). En mai 1975, au sud d'Agadir, périmètre du Souss-Massa, nous avons observé, sur de jeunes semis de Luzerne, de larges étendues très fortement parasitées. Le développement du champignon se trouvait favorisé par une densité de semis sans doute exagérée et par l'utilisation d'un système d'irrigation par aspersion.

4. COMPARAISONS INTERSPÉCIFIQUES.

Les données bibliographiques et la consultation de nombreux spécimens d'herbier relatives à la présence d'un *Uromyces* à téleutospores verruqueuses sur les *Medicago* cultivés et sauvages aboutissent à comparer 3 définitions qui sont celles de l'*Uromyces anthyllidis* (Grev.) Schroeter, *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus* Trotter et *U. magnusii* Kleb.

Cette confrontation fait intervenir :

a - les hôtes spontanés
b - les hôtes expérimentaux
c - des données d'ordre biométrique.

Ces différents paramètres sont les seuls à prendre en considération puisque, par ailleurs, une certaine identité structurale ressort des descriptions et des rapprochements morphologiques qui ont été proposés.

a - Les hôtes spontanés :

Compte tenu d'une synonymie complexe, la liste des espèces de *Medicago* susceptibles d'héberger un *Uromyces* à téleutospores verruqueuses est actuel-

Source : MNHN, Paris

lement la suivante :

MEDICAGO	1	2	3	4	5	6	UROMYCES
arabica	O	O	O			O	1.anthyllidis
arborea				O			2.ssp. medicagineus
blancheana		O					3.magnusii
ciliaris			O			O	4.heimi
coronata	O	O				O	5.marinus
echinus			O				6.striatus
galilaea		O					
hispida	O		O			O	
laciniata		O					
lappacea		O					
marina					O		
minima	O	O	O			O	
orbicularis	O	O	O			O	
rigidula	O	O	O			O	
sativa			O			O	

Ce tableau réunit les différentes dénominations sous lesquelles, depuis plus de 60 ans, on désigne, en fonction de la plante parasitée, l'*Uromyces* à téleutospores verruqueuses des *Medicago*. Le nombre relativement élevé de plantes-hôtes dénote une réelle polyphagie qui, très manifeste aux dépens des *Medicago* spontanés, s'est étendue récemment aux luzernes cultivées. On pourrait ainsi envisager que cet *Uromyces*, qui se comporte en Hémi-forme, au sein d'une aire de répartition géographique médio-européenne, largement complétée par une fréquence certaine en Afrique du Nord s'est propagé à la faveur de cette pluralité d'hôtes. Des essais de transmission expérimentale (cf. infra) n'ont cependant pas justifié pleinement cette hypothèse.

Ce tableau précise la tendance, progressivement affirmée, de la fragmentation de l'*Uromyces anthyllidis* telle qu'elle a été envisagée par JORDI (1904). Cette conception n'a cependant prévalu qu'assez tardivement si l'on tient compte de l'opinion de nombreux mycologues qui ont persisté longtemps à rassembler en une espèce collective (*U. anthyllidis*) tous les *Uromyces* à téleutospores verruqueuses vivant sur des genres de Légumineuses souvent très différentes. C'était déjà, en 1892, l'opinion de HARIOT qui envisageait même l'abandon de la notion de «formes spéciales». Ce regroupement, soutenu par les conceptions de SYDOW (1910), MAIRE et WERNER (1937) puis, plus tard, de TRANZSCHEL (1939) a été adopté par GUYOT (1957) qui, tout en conservant les espèces issues de la fragmentation de l'*U. anthyllidis*, les inscrit dans un cadre morphologique unique.

b - Les hôtes expérimentaux

On notera tout d'abord qu'aucune tentative de transmission de l'*Uromyces anthyllidis sens. stricto* provenant de l'*Anthyllis vulneraria* n'a été réalisée sur *Medicago*. Tout au plus peut-on rappeler que JORDI (1904) a montré que ce parasite n'infecte que l'*Anthyllis vulneraria* et que son passage sur *Lupinus arboreus* Sims., *Ononis repens* L. et *Trigonella foenum graecum* L. s'avère impossible. GAUMANN (1959, p. 359) cite quelques espèces d'*Anthyllis* expé-

Source : MNHN, Paris

rimentalement contaminées à partir de *A. vulneraria*, en même temps qu'il précise le comportement hétéroxène de cet *Uromyces*, des écidiospores prélevées sur *Euphorbia cyparissias* produisant une infection sur *Anthyllis alpestris* L.

Depuis 1931, plus particulièrement en 1936 et 1937, puis en 1960, nous avons cherché à transmettre l'*Uromyces* prélevé sur *Medicago arabica* ou sur *M. sativa* à diverses espèces de *Medicago* ainsi qu'à d'autres Légumineuses appartenant à des genres considérés habituellement comme support d'un *Uromyces* à téleutospores verruqueuses (*Uromyces anthyllidis sens. lato*). Les plantes servant à l'inoculation sont issues de semis. Les résultats sont réunis dans le Tableau 2.

Tableau 2

I. A partir d'urédospores prélevées sur *Medicago arabica*

1 - Essais de 1936-1937	
Medicago arabica	très forte infection au bout de 14 à 17 jours
Medicago lupulina	résultat nul
Medicago minima	infection positive réduite à quelques sores
Medicago orbicularis	infection positive très réduite
2 - Essais de 1960	
Medicago arabica	infection généralisée aux folioles et axes
Medicago lupulina	résultat nul
Medicago minima	résultat positif mais infection réduite
Medicago orbicularis	infection médiocre
Medicago rigidula	résultat nul
Medicago sativa	quelques taches chlorotiques
Cicer arietinum L.	résultat nul
Lotus corniculatus L.	résultat nul
Melitotus sulcata Desf.	résultat nul
Trifolium campestre Schreb.	résultat nul
Trifolium minus Rehl.	résultat nul
Trifolium repens L.	résultat nul

II. A partir d'urédospores prélevées sur *Medicago sativa*

Essai de 1960	
Medicago arabica	résultat nul
Medicago lupulina	résultat nul
Medicago minima	résultat nul
Medicago orbicularis	infection positive
Medicago rigidula	résultat nul
Medicago sativa (luzerne de Challans)	infection positive au bout de 13 jours; formation abondante de sores à urédospores; apparition de téleutospores au bout d'un mois.
Lotus corniculatus	résultat nul
Melilotus sulcata	résultat nul
Trifolium campestre	résultat nul
Trifolium minus	résultat nul
Trifolium repens	résultat nul

Le résultat expérimental de 1960, à l'aide d'urédospores prélevées sur *Medicago sativa* doit être rapproché de l'observation, faite en nature, selon laquelle

Source : MNHN, Paris

des souches de *Medicago lupulina*, voisinant la Luzerne cultivée, sont constamment indemnes.

Il est difficile et sans doute prématuré, de tirer des conclusions à la suite de ces différents essais. Ils sont d'une part insuffisamment répétés et, d'autre part, l'infection n'a peut être pas été envisagée à un stade de développement de l'hôte propice à l'infection. Quoiqu'il en soit, ces tentatives laissent présager d'une spécialisation parasitaire accusée qui est telle que, même au sein du genre *Medicago*, les possibilités parasitaires sont réduites en fonction de l'origine de l'inoculum, à un éventail d'hôtes restreint. Quant aux contaminations intergénériques, elles paraissent nulles ce qui justifie, sous l'angle biologique, la fragmentation de l'*Uromyces anthyllidis sens. lato*.

c - Données biométriques

Elles concernent les urédospores et les téleutospores des *Uromyces* à téleutospores verruqueuses décrits sur *Medicago* en les comparant à celles de l'*Uromyces anthyllidis* (Grev.) Schroet. sur *Anthyllidis vulneraria*. Elles sont rassemblées dans le Tableau 3.

L'existence de 3 *Uromyces*, morphologiquement très comparables, vivant sur le même hôte, n'est guère soutenable. C'est ce qu'on remarque pour *Medicago arabica, M. minima* et *M. orbicularis* où sont signalés à la fois *U. anthyllidis*, la sous-espèce *medicagineus, U. magnusii*, alors que sur beaucoup d'autres Légumineuses, existent des espèces spécialisées définies à la fois par leur monophagie (souvent vérifiée expérimentalement) et par certains caractères morphologiques qui, bien que secondaires, confirment la détermination.

GUYOT (1957, p. 107) envisage cependant de conserver les 3 dénominations en groupant sous celle de *Uromyces medicagineus* les exemplaires où les urédospores sont, en moyenne, plus grandes que les téleutospores (II > III) tandis qu'au contraire, pour *U. magnusii*, les urédospores sont plus petites (II < III) que les téleutospores. Ce point de vue résulte d'une observation de SYDOW (1921 et 1935) faite après l'étude de différents spécimens récoltés en Macédoine et dans le bassin méditerranéen. Cet auteur adopte la dénomination *Uromyces magnusii* sur *Medicago minima* (II < III) et détermine *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus* sur *Medicago arabica, coronata, minima, rigidula* (II > III). Au cours de nos relevés biométriques, nous avons trouvé cette différence (cf. Tableau 3) dans deux cas, sur *Medicago arabica* et *M. ciliaris* où, en effet, les dimensions moyennes des urédospores sont supérieures à celles des téleutospores, ce qui impliquerait, selon GUYOT, la dénomination *U. medicagineus*. Ces mensurations confirment celles établies au cours de nos travaux antérieurs (1939, p. 73 et 1944, p. 260) où la plante-hôte est désignée *Medicago maculata*. Or *M. maculata* est synonyme de *M. arabica*.

Nous conformant à l'opinion exprimée récemment par GAUMANN (1959, p. 369), tout en considérant la valeur du rapprochement fait avec l'*Uromyces anthyllidis*, nous retenons une distinction «biologique» de l'*Uromyces* à téleutospores verruqueuses des *Medicago (U. magnusii)* qui procède des mêmes arguments que ceux qui ont motivé la création d'un grand nombre d'*Uromyces*

Source : MNHN, Paris

Tableau 3

Données biométriques, exprimées en µm, relatives à *Uromyces anthyllidis sens. lato*

Uromyces	Urédospores		Téleutospores	
	Moyennes	Extrêmes	Moyennes	Extrêmes
anthyllidis sur Anthyllis vulneraria	23,2 x 21,8	18-30 x 20-27	21,6 x 19,3	18-25 x 17-23
ssp. medicagineus sur Medicago coronata (selon la diagnose)	?		20-22 x 15-16	
magnusii sur Medicago minima (selon la diagnose)		18-25 x 15-21	-	20-25 x 18-20
sur Medicago arabica (environs de Paris)	23,3 x 22,5	16-25 x 16-26	20,5 x 18,7	18-26 x 17-22
sur Medicago ciliaris (Mornag, Tunisie)	22,6 x 20	17-25 x 16-24	20,7 x 19,2	19-23 x 17-23
sur Medicago orbicularis (Antibes)	20,4 x 19,1	18-23 x 16-22	23,6 x 21,8	20-27 x 17-24
sur Medicago orbicularis (Espagne)	21,7 x 21,3	17-24 x 15-23	21,5 x 19,1	17-25 x 17-25
sur Medicago sativa (environs de Paris)	23,7 x 20,5	21-26 x 15-24	24,6 x 21,8	18-30 x 18-25
sur Medicago sativa (Rabat, Maroc)	22,3 x 21,8	20-24 x 19-23	23,2 x 20	19-26 x 16-23
sur Medicago sativa (Agadir, Maroc)	23 x 22,2	20-25 x 20-25	24,6 x 21	20-27 x 17-25
heimi sur Medicago arborea (spécimen-type)	25 x 22,6	20-28 x 20-25	26 x 20,7	22-29 x 20-22
marinus sur Medicago marina (selon la diagnose)	23 x 21	21-26 x 19-24	22 x 23	19-24 x 21-26

Source : MNHN, Paris

des Légumineuses. La nomenclature moderne a, de ce fait, rétabli la validité d'espèces anciennes initialement distinguées en fonction de la nature botanique de l'hôte, en même temps que s'en trouvaient créées de nouvelles. A l'heure actuelle, à côté de *Uromyces anthyllidis* (Grev.) Schroet. (1875) restreint à quelques espèces d'*Anthyllis*, on connait de nombreux *Uromyces* spécialisés :

Tableau 4

Espèces d'*Uromyces* à téleutospores verruqueuses reconnues sur divers genres et espèces de Légumineuses

Date de description	*Uromyces*	Plante-hôte
1880	*trigonellae* Pass	*Trigonella* sp.
1892	*briardi* Hariot	*Vicia sativa*
1893	*ciceris-arietini* (Grogn.) Jacz. et Boyer	*Cicer arietinum*
1894	*gurkeanus* P. Henn.	*Lotus* sp.
1899	*bonaveriae* Syd.	*Bonaveria securidaca*
1910	*renovatus* Syd.	*Lupinus* sp.
1913	*magnusii* Kleb.	*Medicago* sp.
1915	*hymenocarpi* Japp	*Hymenocarpus* sp.
1949	*gauemanni* Mayor et Vienn.-Bourg.	*Hippocrepis* sp.
1949	*gausseni* Mayor et Vienn.-Bourg.	*Dorycnopsis gerardi*
1949	*heimi* Mayor et Vienn.-Bourg.	*Medicago arborea*
1949	*mangenoti* Mayor et Vienn.-Bourg.	*Vicia pubescens*
1950	*coronillae* Vienn.-Bourg.	*Coronilla varia*
1950	*physanthyllidis* Vienn.-Bourg.	*Physanthyllis tetraphylla*
1951	*bugranae* Guyot	*Ononis* sp.
1951	*cenisiae* Guyot	*Ononis cenisia*
1953	*lerredi* Dupias	*Colutea arborescens*
1956	*marinus* Guyot et Malenç.	*Medicago marina*

De ce fait, *Uromyces magnusii* Kleb. admet pour synonyme : *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus* Trotter et *U. medicagineus-orbicularis* Mass.

5. REMARQUES BIOLOGIQUES ET FONCTION PARASITAIRE DE L'*UROMYCES MAGNUSII*.

Des comparaisons entre le développement de l'*Uromyces striatus*, qui est la rouille classiquement désignée sur les luzernes cultivées et sauvages, et celui de l'*Uromyces magnusii* que nous venons de définir sur de nombreux *Medicago*, apportent des éléments de différenciation que viennent compléter, par la suite, l'examen des spores.

Uromyces striatus est généralement considéré comme un parasite de faible importance. Très souvent cette rouille passe inaperçue. Sa présence en Europe ne se remarque qu'à la fin de l'été ou à l'automne. Elle reste localisée au feuillage. On ne connaît pas de travaux précisant les effets de sa présence sur la

Source : MNHN, Paris

Luzerne. Toutefois NOVIKOF (1937) estimait avoir établi à la suite d'une attaque de rouille une réduction en poids sec du fourrage et du taux en azote, ce qui pourrait se traduire par une valeur alimentaire moindre et une diminution de l'intérêt de cette culture en tant que facteur d'enrichissement du sol.

L'une des caractéristiques de la présence de l'*Uromyces magnusii* sur la Luzerne cultivée, est l'aspect jaunissant du feuillage qui précède ou accompagne l'apparition des urédospores, ce stade étant constamment présent et durable. La perte de coloration s'accompagne d'un flétrissement diurne. Mais le symptôme le plus apparent de la présence de cet *Uromyces* est la désarticulation des folioles jaunissantes qui tombent prématurément les unes après les autres.

Un autre caractère qui différencie l'*Uromyces magnusii* de l'*U. striatus* est son développement sur toutes les parties de la plante : folioles, pétioles et tiges. Sur les folioles les sores sont amphigènes, mais se répartissent surtout sur toute la face inférieure du limbe en s'appliquant fréquemment le long des nervures. Sur les pétioles et les tiges, les pustules urédosporigènes et téleutosporigènes s'alignent et deviennent étirées, provoquant largement le crevassement épidermique.

Le troisième caractère particulier de *Uromyces magnusii* est la persistance du stade urédospore sur les organes durables de la plante. C'est ainsi qu'on l'observe à la fin de l'automne et en hiver dans les régions tempérées sur les rameaux de *Medicago arabica*. Ce maintien explique l'intensité du développement de la rouille dès le début du printemps, sans qu'il y ait nécessairement apparition du stade téleutospore. La persistance de certains *Uromyces* des Légumineuses a d'ailleurs été signalée antérieurement. En Bohème, BAUDYS (1913) rapporte la présence d'urédospores d'*Uromyces anthyllidis* sur *Anthyllis vulneraria* au début de l'hiver. GUYOT, en 1933 et 1937, constate que dans le Nord de la France, l'*Uromyces loti* Blytt est présent sur *Lotus corniculatus* L., *tenuis* Willd. et *uliginosus* Schk. dans des stations situées à plusieurs dizaines de kilomètres au nord de l'actuelle limite septentrionale de l'*Euphorbia cyparissias* qui constitue l'hôte écidien de cet *Uromyces*. Dans ces localités, la reproduction et l'extension de la rouille sont constantes grâce aux urédospores; les téleutospores demeurant toujours exceptionnelles. DUPIAS (1945) signale que les urédospores de *U. magnusii (sub. nom. U. anthyllidis)* sont visibles presque toute l'année sur *Medicago arabica* aux environs de Toulouse. On sait enfin, depuis longtemps, que les urédospores des *Uromyces* ont, en général, une remarquable longévité. MANEVAL (1924) qui a rassemblé les résultats des observations de nombreux Auteurs, indique que, dans de bonnes conditions de conservations, la durée de vie des urédospores de *U. striatus* est de 185 jours.

La présence de l'*Uromyces magnusii* au Maroc, déjà perçue sur *Medicago laciniata* (GUYOT, 1957, RIEUF, 1969) est confirmée par son développement sur *M. sativa*. En outre, dans ce pays et sur ce même hôte, l'*Uromyces striatus* est signalé par RIEUF (1969) dans le Doukkala et aux environs de Casablanca. En avril 1978, nous avons relevé la présence de ce parasite dans ces mêmes localités ainsi que, fréquemment, non loin d'Agadir et dans les luzernières du Sous. Dans ce cas, l'existence de l'*Uromyces striatus* est liée à la persistance du stade urédospore sur *Medicago* et d'autres Légumineuses spontanées ou

Source : MNHN, Paris

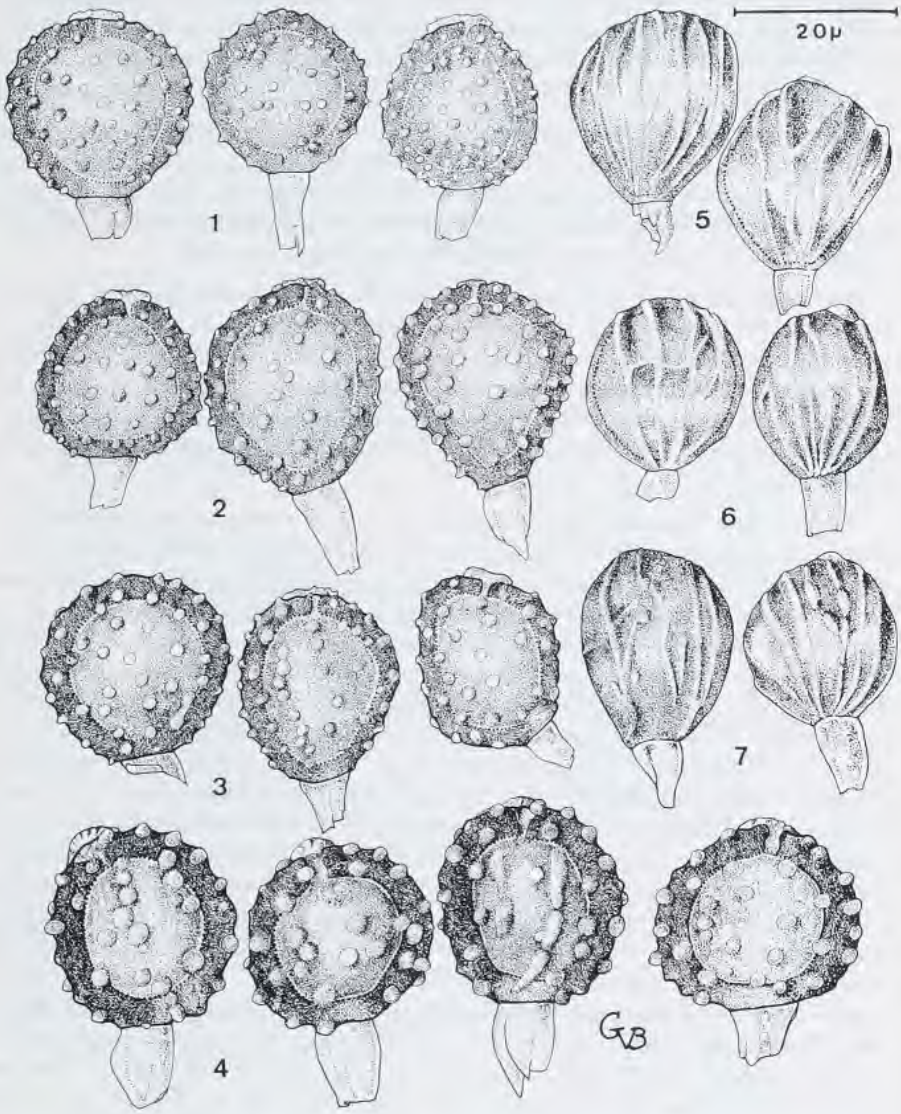


Fig. 1. — *Uromyces magnusii* et *Uromyces striatus* sur *Medicago*. — 1: téleutospores de *U. magnusii* sur *Medicago orbicularis*; Antibes, mai 1954. 2. téleutospores de *U. magnusii* sur *Medicago orbicularis*; Espagne (leg. UNAMUNO), mai 1913. 3. téleutospores de *U. magnusii* sur *Medicago ciliaris*; Mornag, Tunisie, mai 1974. 4. téleutospores de *U. magnusii* sur *Medicago sativa*; environs d'Agadir, périmètre de Souss-Massa, mai 1975. Remarquer l'épaisseur et la pigmentation marquées de la paroi ainsi que la verrucosité prononcée. 5. téleutospores de *U. striatus* sur *Medicago sativa*; I.N.R.A., Versailles, octobre 1959. 6. téleutospores de *U. striatus* sur *Medicago falcata*. Oberfranken (Bavière), leg. et det. P. DIETEL, juillet 1934. 7. téleutospores de *U. striatus* sur *Medicago sativa*, pentes du Mont Damavand, Téhéran (Iran), août 1957.

Source : MNHN, Paris

cultivées. En effet, les sores à péridium développé signalés au Maroc, sur *E. characias* L. et *E. nicaeensis* All., appartiennent en fait à l'*Endophyllum euphorbiae-characiatis* Liou Tchen Ngo (1929) ou bien à l'*Endophyllum euphorbiae-nicaeensis* Liou Tchen Ngo (1929).

6. CARACTERES MICROSCOPIQUES DISTINCTIFS ENTRE *UROMYCES STRIATUS* ET *U. MAGNUSII*.

L'examen de nombreux spécimens rapportés soit à *Uromyces striatus*, soit à *U. magnusii* nous permettent de différencier ces 2 espèces tant au stade urédospores que par les téleutospores.

1. Sores amphigènes, le plus souvent hypophylles, rarement caulicoles, épars ou rassemblés en plages denses, punctiformes (moins de 0,5 mm diam.), fortement rebordés par l'épiderme éclaté, brun-cannelle (urédosores) à brun foncé (téleutosores) 2

1. Sores le plus souvent hypophylles, pétiolicoles ou sur tige, épars ou confluents, appliqués le long des nervures, largement déhiscents, et pulvérulents (0,5 à 1,5 mm diam.), brun-roux vif (urédosores indépendants) à brun-noir velouté (sores mixtes ou sores à téleutospores) 3

2. Urédospores globuleuses ou ovoïdes; paroi jaunâtre ou faiblement brunâtre, épaisse de 1,5 à 2,5 µm, échinulée, percée de 4 pores germinatifs dont 2 sont en position subéquatoriale 4

3. Urédospores globuleuses; paroi fauve à brune, épaisse de 2,5 à 4 µm, échinulée, percée de 5 à 7 pores germinatifs 5

4. Téleutospores ovoïdes ou subglobuleuses, ou anguleuses, à paroi brun-fauve transparente, mince (1,5 à 2 µm), ornée de crêtes longitudinales parallèles au grand axe de la spore ou, plus rarement, de petites verrues plus ou moins confluentes en lignes. Pore germinatif apical ou pariétal recouvert d'une petite papille conique, hyaline ou faiblement brunâtre . . . . *U. striatus*

5. Téleutospores globuleuses ou subglobuleuses à paroi fauve obscur, épaisse de 2,5 à 4,5 µm, ornée de verrues coniques plus ou moins prononcées, distantes les unes des autres de 2 à 3 µm, très marquées sur le profil de la spore. Pore germinatif apical, recouvert d'une large papille faiblement brunâtre, parfois crênelée . . . . . *U. magnusii*.

CONCLUSIONS

Les études relatives aux *Uromyces* des Légumineuses, et en particulier des espèces du genre *Medicago* incitent à un certain nombre de remarques :

1 - Il existe sur les *Medicago* spontanés et sur *M. sativa* deux espèces d'*Uromyces* bien distinctes par leur morphologie et leur comportement: *U. striatus* Schroet. et *U. magnusii* Kleb.

Source : MNHN, Paris

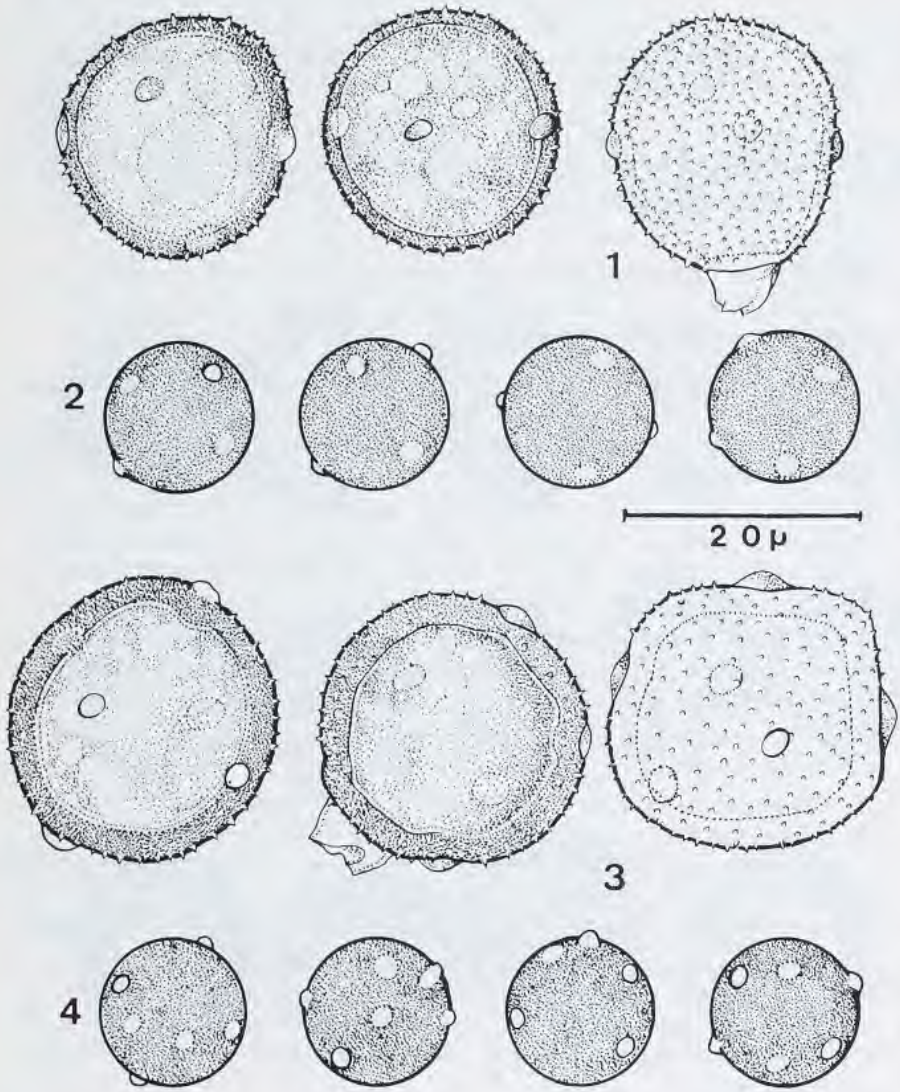


Fig. 2. — Comparaison entre les urédospores de *Uromyces striatus* et celles de *U. magnusii* prélevées sur *Medicago sativa*. — 1. urédospores de *U. striatus*, I.N.R.A., Versailles, octobre 1959. 2. schéma des urédospores montrant la disposition des pores germinatifs (au nombre de 4). 3. urédospores de *U. magnusii*, environ d'Agadir, périmètre de Souss-Massa (Maroc), mai 1975. 4. schéma des urédospores montrant la disposition des pores germinatifs (au nombre de 5 à 6, rarement 7).

Source : MNHN, Paris

2 - L'aire de répartition géographique de ces deux *Uromyces*,sans doute autrefois restreinte par une nécessité de développement exigeant tout d'abord une phase haploïde aux dépens de quelques espèces d'*Euphorbia*, s'est notablement accrue. Pour l'*Uromyces striatus* il y a encore actuellement persistance très marquée de l'hétéroxénie dans les localités où se développent les supports écidiens (1). Mais en outre, cet *Uromyces* existe couramment dans des régions géographiques et climatiques où l'haplonte n'existe plus. Une possibilité de maintien et de dispersion s'établit donc grâce à la polyphagie de cet *Uromyces* qui admet de nombreux hôtes (en particulier des *Medicago* et des *Trifolium*) aux dépens desquels se forment des urédospores longtemps viables. Pour l'*Uromyces magnusii*, dont le rapprochement morphologique avec de nombreuses espèces dérivées de *U. anthyllidis* n'est pas niable, la nécessité écidienne a disparu, le cycle évolutif se trouvant réduit à celui d'une Hémi-forme avec quelquefois prédominance du stade urédospore.

3 - Tandis que l'*Uromyces striatus*, très largement dispersé à la surface du globe, occupe actuellement, sur plusieurs espèces de Légumineuses, une aire continue qui se situe approximativement entre le trentième et le cinquante cinquième parallèle, et à laquelle s'ajoutent des localisations plus étroites qui dénotent ses facultés de dispersion, *U. magnusii* a plutôt une préférence médio-européenne et circum-méditerranéenne aux dépens des *Medicago* spontanés ou cultivés.

4 - A l'égard des Légumineuses cultivées, *U. striatus* ne provoque pas de dommages appréciables. Par contre, la présence de l'*U. magnusii* entraîne des pertes dues à la chute prématurée et anormale du feuillage.

5 - En tenant compte de la règle établie par TRANZSCHEL, on constate que le type morphologique d'*Uromyces* à téleutospores striées (*U. striatus*), de même que celui à téleutospores verruqueuses (*U. magnusii*), sont tout aussi bien représentés par des Brachy-formes, des Hémi-formes et des Micro-formes sur des *Euphorbia* que par des Hétéro-formes, vivant aux dépens des Légumineuses, constituant réellement, ou de façon présumée, leurs écidies sur *Euphorbia*, ou par des Hémi-formes ou des Micro-formes (réalisées par suite de la disparition de la nécessité écidienne) plus ou moins spécialisées sur un genre de Légumineuses. A titre d'exemples on peut établir les corrélations suivantes:

(1) On remarquera que si nos observations et récoltes réalisées en Iran permettent d'affirmer la présence de l'*Uromyces magnusii* sur *Medicago rigidula* (cf. supra), nous avons par ailleurs trouvé l'*U. striatus* sur *M. sativa* aux environs de Téhéran (cf. fig. 1). La présence en Iran de cette espèce va de pair avec l'existence de l'*Euphorbia gerardiana*, de sa variété *hohenackeri* Boiss., et de l'*E. virgata* dans de nombreuses localités, en particulier dans le massif montagneux de l'Elbourz, si bien que la fonction écidienne peut être effective.

Source : MNHN, Paris

Tableau 5

a) téleutospores à paroi grossièrement verruqueuse :

sur *Euphorbia*	sur Légumineuses
Brachy-forme (S + II + III)	Hétéro-forme (S + I) + (II + III)
U. scutellatus (Pers.) Lév.	*U. anthyllidis* (Grev.) Schroet.
Hémi-forme (II + III)	Hémi-forme (II + III)
?	*U. magnusii* Kleb.
Micro-forme (III)	
U. winteri Wettst.	?

b) téleutospores à paroi striée longitudinalement :

sur *Euphorbia*	sur Légumineuses
Brachy-forme (S + II + III)	Hétéro-forme (S + I) + (II + III)
U. cristulatus Tranzsch.	*U. striatus* Schroet.
Micro-forme (III)	Micro-forme (III)
U. montisferrati Maire	*U. suffruticosae* Vienn.-Bourg.
U. monspessulanus Tranzsch.	
U. kalmusii Sacc.	

6 - Les résultats expérimentaux auxquels nous sommes parvenu ont mis en évidence une spécialisation parasitaire accusée au sein de l'espèce *Uromyces magnusii*. Cette spécialisation va de pair avec une différence diamétrale entre les urédospores et les téleutospores.

Tableau 6

Données biométriques, exprimées en μm, relatives à *Uromyces striatus* et à *U. magnusii*

UROMYCES	Urédospores moyennes	Urédospores extrêmes	Téleutospores moyennes	Téleutospores extrêmes
striatus sur Medicago sativa	20,8x18,2	16-29x14-23	21x17,5	15-28x14-22
magnusii sur M. arabica	23,2x22,5	16-25x16-26	20,5x18,7	18-26x17-22
magnusii sur M. sativa	22x21,8	20-24x19-25	24,9x20,5	19-28x17-24

Il est alors possible de reconnaître, au sein de l'*Uromyces magnusii*, deux «formes spéciales», biologiquement et biométriquement distinctes. La première, que nous désignerons f. sp. *arabica* Vienn.-Bourg. a des urédospores plus grandes que les téleutospores (II > III). La seconde est la f. sp. *sativa* Vienn.-Bourg. pour laquelle les rapports dimentionnels sont inversés (II < III).

La forme spéciale *arabica* admet pour synonyme *U. anthyllidis* ssp. *medicagineus* Trotter.

Parmi les plantes-hôtes que nous avons étudiées, la répartition de ces formes spéciales s'établit comme suit :

Source : MNHN, Paris

Tableau 7

MEDICAGO	Uromyces magnusii forme sp. arabica	Uromyces magnusii forme sp. sativa
arabica	+	
ciliaris	+	
coronata	+	
minima	+	
orbicularis		+
rigidula	+	
sativa		+

Une telle distinction, basée sur des caractères morphologiques constants, mais surtout sur le comportement biologique de l'espèce, est à l'exemple de celle qu'ont fait intervenir ARTHUR (1912) puis ARTHUR et CUMMINS (1962) pour *Uromyces striatus* Schroet. Les premières expériences de ARTHUR ont montré que, sur le continent américain, existe sur *Medicago sativa* une forme spéciale incapable d'infecter *Trifolium medium* L., *pratense* L., *repens* L. Dans un deuxième temps, ARTHUR et CUMMINS distinguent *U. striatus medicaginis* (Pass.) Arthur et *U. striatus loti* (Blytt) Arthur.

BIBLIOGRAPHIE

ARTHUR J.C., 1912 – Cultures of Uredineae in 1911. *Mycologia* 4 : 49-65.

ARTHUR J.C., CUMMINS G.B., 1962 – Manual of the rusts in the United States and Canada, New York.

BAUDYS E., – Ein Beitrag zur Ueberwinterung der Rostpilze durch Uredo. *Ann. Myc.* 11 : 30-43.

DUPIAS G., 1945 – Contribution à l'étude des Urédinées de Haute-Garonne. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 73 : 32-52.

DUPIAS G., 1953 – Étude expérimentale d'Urédinées hétéroxènes (4ème note). *Bull. Soc. myc. France* 69 : 220-233.

DUPIAS G., 1967 – Urédinées récoltées dans la région méditerranéenne. *Uredineana* 6 : 513-515.

FISCHER Ed., 1924 – Mikologische Beiträge, 27-30. *Mitt. d. Nat. Ges. Bern*, p. 38-60.

FRAGOSO R.G., 1925 – Flora iberica. Uredales. Tomo II. Madrid 421 p.

GAUMANN E., 1959 – Die Rostpilze Mitteleuropas. Berne, 1407 p.

GUYOT A.L., 1933 – Observations sur la distribution géographique comparée de quelques espèces végétales et de certains de leurs parasites naturels (3ème note). *Rev. Path. vég.* 20 : 271-279.

GUYOT A.L., 1937 – Études expérimentales sur les Urédinées hétéroïques réalisées au Laboratoire de Botanique de l'École nationale d'Agriculture de Grignon (Seine-et-Oise) au cours des années 1931 à 1937. *Ann. Éc. nat. Agric. Grignon*, sér. 2, 1 : 45-66.

GUYOT A.L., 1945-1946 – Études expérimentales sur les Urédinées hétéroïques réalisées

Source : MNHN, Paris

au Laboratoire de Botanique de l'École nationale d'Agriculture de Grignon (Seine-et-Oise) au cours de l'année 1944. *Ann. Éc. nat. Agric. Grignon*, sér. 3, 5 : 30-32.

GUYOT A.L., 1946 – Contribution à l'étude des Urédinées du Sud-Est de la France. II. *Uredineana* 2 : 21-45.

GUYOT A.L., 1957 – Les Rouilles des Légumineuses fourragères et spontanées. *Encyclopédie mycologique. Ed. Paul Lechevalier, 647 p.*

GUYOT A.L., 1967 – Contribution à l'étude des Urédinées parasites de la Péninsule ibérique. *Uredineana* 6 : 163-272.

GUYOT A.L., CHEVASSUT G., 1958 – De quelques Urédinées d'Algérie I. *Uredineana* 5 : 385-400.

GUYOT A.L., MALENÇON G., 1967 – Les Urédinées du Maroc. *Uredineana* 6 : 272-282.

GUYOT A.L., MASSENOT M., 1953 – Études expérimentales sur les Urédinées hétéroïques réalisées au Laboratoire de Botanique de l'École nationale d'Agriculture de Grignon (Seine-et-Oise) au cours des années 1949 à 1952. *Uredineana* 4 : 281-353.

HARIOT P., 1892 – Les *Uromyces* des Légumineuses. *Rev. Mycol.* 14 : 11-22.

HRUBY J., 1927 – Beiträge zur Pilzflora Mährens und *Schlesiens. Hedwigia* 67 : 150-213.

HYLANDER N., JORSTAD I. et NANNFELDT J.A., 1953 – Enumeratio Uredinearum Scandinavicarum. *Opera Botanica*, I : 1-102.

JAAP O., 1916 – Beiträge zur Kenntnis der Pilze Dalmatiens. *Ann. Myc.* 14 : 1-44.

JORDI E., 1904 – Beiträge zur Kenntnis der Papilionaceen bewohnenden *Uromyces*-Arten. *Cbl. Bact.* 11 : 763-795.

JORDI E., 1904 – Weitere Untersuchungen über *Uromyces pisi* Pers. *Cbl. Bact.* 13 : 64-72.

JORSTAD I., 1958 – Uredinales of the Canary Islands. *Det Norske Vid. Akad. Oslo.* I. Mat.-Nat. Ll. 2 : 182 p.

JORSTAD I., 1960 – Iranian plants collected by Per WENDELBO in 1959. II, Uredinales and some other parasitic fungi. *Acta Universitatis Bergensis*, ser. Math. Rerumque Natur. 11 : 33p.

KLEBAHN H., 1914 – Kryptogamenflora der Mark Brandeburg, (Uredineae) : 69-903.

MAIRE R., 1916 – Schedae ad Mycothecam Boreali-Africanum. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord.* 7: 294-303.

MAIRE R., 1917 – Schedae ad Mycothecam Boreali-Africanum. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord* 9: 242-261.

MAIRE R., POLITIS J., 1940 – Fungi helenici. Catalogue raisonné des champignons connus jusqu'ici en Grèce. *Actes Inst. Bot. Univ. Athènes* 1 : 27-179.

MAIRE R., WERNER R.G., 1937 – Fungi maroccani. Catalogue raisonné des champignons connus jusqu'ici au Maroc. *Mém. Soc. Sc. nat. Maroc* 45 : 1-148.

MALENÇON G., 1936 – Notulae mycologicae maroccanae. *Ann. crypt. ex.* n. s. 1 : 43-74 et 257-275.

MANEVAL W.E., 1924 – The viability of uredospores. *Phytopathology* : 403-407.

MAYOR Eug., 1916 – Liste de champignons trouvés au printemps dans la région de Martigny. *Bull. Murith.* 39 : 1914-15, 187-191.

MAYOR Eug., 1916 – Herborisation mycologique dans la vallée de Saas, à l'occasion de la réunion annuelle de la Murithienne. *Bull. Murith.* 39 : 192-211.

MAYOR Eug., 1949 – Contribution à l'étude de la flore mycologique de la France. *Bull. Soc. myc. France* 65 : 44-62.

MAYOR Eug., 1962 – Excursions mycologiques dans le Département des Bouches-du-Rhône. *Bull. Soc. myc. France* 78 : 367-376.

MAYOR E., TERRIER C., 1957 – Excursions mycologiques en Corse. *Rev. Mycologie* 22 : 113-129.

Source : MNHN, Paris

MAYOR Eug., VIENNOT-BOURGIN G., 1949 — Contribution à l'étude des Micromycètes du Languedoc et de Provence. *Rev. Path. vég. et d'entom. agr. France* 28 : 29-53.

NOVIKOV V.A., 1937 — Derangment of metabolism in the leaves of Lucerne when infected with rust *Uromyces striatus* Schroet. *C. R. Acad. S. U.R.S.S.*, N. S.

RAYSS T., 1951 — Nouvelle contribution à la connaissance des Urédinées de Palestine. *Uredineana* 3 : 154-221.

RIEUF P., 1969 — Parasites et saprophytes des plantes au Maroc. *Les cahiers de la Recherche agronomique*, Rabat.

SYDOW P. et H., 1910 — Monographia Uredinearum II. Lipsiae 396 p.

SYDOW H., 1921 — J. Bornmüller : Plantae Macedoniae-Pilze. *Ann. Myc.* 19 : 243-254.

SYDOW H., 1935 — Ein Beitrag zur Kenntnis der parasitischen Pilze des Mittelmeergebiets. *Svensk Bot. Tidskr.* 29 : 65-78.

TRANZSCHEL W., 1939 — Conspectus Uredinalium U.R.S.S.

TROTTER A., 1915 — Caratteri ecologici e prospetto della flora micologica della Libia. *N. Giorn. Bot. Ital.*, N.S., 22 : 500-530.

VIENNOT-BOURGIN G., 1939 — Contribution à l'étude de la flore cryptogamique du Bassin de la Seine (14ème note). *Rev. Pathol. vég. France* 26 : 66-92.

VIENNOT-BOURGIN G., 1944 — Étude de quelques champignons parasites nouveaux ou peu connus en France. *Ann. Éc. nat. Agric. Grignon*, sér. 3, 4 : 216-241.

VIENNOT-BOURGIN G., 1961 — Remarques sur les *Uromyces* parasites des *Medicago*. *Bull. Research Council of Israel.* Sect. D, Botany.

VIENNOT-BOURGIN G., et COURTILLOT M., 1960 — Une nouvelle espèce de Rouille de la Luzerne. *C. R. Acad. Agriculture de France* : 182-185.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Un nouvel Ascomycète coprophile de la famille des Sordariaceae : PODOSPORA MINICAUDA FAUREL et LOCQUIN-LINARD

par M. LOCQUIN-LINARD*

RÉSUMÉ. – Description, illustrations et diagnose latine d'une nouvelle espèce : *Podospora minicauda* caractérisée par des spores asymétriques, un petit appendice primaire, l'absence d'appendice secondaire et des asques octosporés.

Lors des observations que nous avons faites sur du matériel coprophile provenant du Sahara algérien, nous avons eu l'occasion d'isoler un champignon qui ne semble pas avoir été décrit et pour lequel nous proposons le nom de *Podospora minicauda* en raison de son appendice primaire petit.

Le genre *Podospora* Cesati 1856, classé dans la famille des *Sordariaceae*, contient plus d'une centaine d'espèces. Il diffère du genre *Sordaria* par plusieurs caractères, en particulier par ses jeunes ascospores claviformes, ses ascospores adultes à appendice primaire cylindrique et à appendices secondaires, ceux-ci pouvant être absents. Le champignon que nous avons isolé appartient au groupe des quelques espèces qui n'ont pas d'appendice secondaire.

Podospora minicauda Faurel et Locquin-Linard n. sp.

ascocarpes	250-500 x 140-250 µm
asques	110-120 x 9-11 µm (m. sp. 70-80 µm)
ascospores	(11) 12-14 (15) x (6) 7 (8) µm
appendices primaires	3-5 x 1,5-2 µm

Ascocarpes épars, superficiels, non stromatiques, glabres, obpiriformes avec, à maturité, un col large ostiolé surmonté d'un bouchon formé par la masse

* Laboratoire de Cryptogamie du MNHN, 12 rue de Buffon, 75005 Paris. L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

sporale (fig. 1). Col tapissé intérieurement de périphyses. Péridium pseudoparenchymateux constitué de 2 ou 3 couches de cellules polyédriques à angles arrondis et à parois minces. Cellules de la couche externe légèrement en saillie (fig. 2 et 3).

Asques formés en bouquets, à la base de la cavité périthéciale, à partir de crochets, et dressés verticalement; nombreux, octosporés à parois évanescentes, cylindriques, à apex arrondi avec parfois une ébauche d'appareil apical, effilés progressivement vers la base et terminés par un pédicelle qui disparaît prématurément (fig. 4). Paraphyses non observées.

Ascospores unisériées, d'abord claviformes (fig. 5) et hyalines; puis apparaît, dans la partie étroite de l'ascospore, une cloison transversale qui individualise un petit appendice primaire en forme de massue. A maturité, l'ascospore est unicellulaire, brun foncé, lisse, amygdaliforme, avec un pore germinatif subapical opposé à un appendice primaire hyalin qui disparait plus ou moins vite. Appendices secondaires absents. L'appendice primaire de chaque ascospore est généralement, mais pas toujours, dirigé vers le pédicelle de l'asque. A maturité, la masse sporale expulsée par l'ostiole forme un dôme sur le col (fig. 1a).

En culture pure, aux environs de 23°C, sur milieu gélosé à 1% d'extrait de malt, entre lame et lamelle, les ascospores germent après 6 heures d'incubation. Chacune engendre, issue du pore germinatif, une petite sphère hyaline qui s'allonge très vite, se ramifie en formant un mycélium septé (fig. 7). En culture dans des boîtes de Pétri, sur le même milieu et dans les mêmes conditions que précédemment, les colonies atteignent 18 mm de diamètre en 7 jours. Elles sont épaisses, gris foncé, surmontées de filaments plus clairs donnant à l'ensemble un aspect velouté gris légèrement rosé (lividus F 4e, LOCQUIN 1975), le revers étant gris foncé. Les filaments mycéliens abondants, fins: 1 à 2μm de diamètre, septés, peu ramifiés décrivent des boucles. Les primordiums, issus de filaments latéraux enroulés sur eux-mêmes (fig. 8), peuvent apparaître après 5 semaines. Nous n'avons pas observé de forme conidienne.

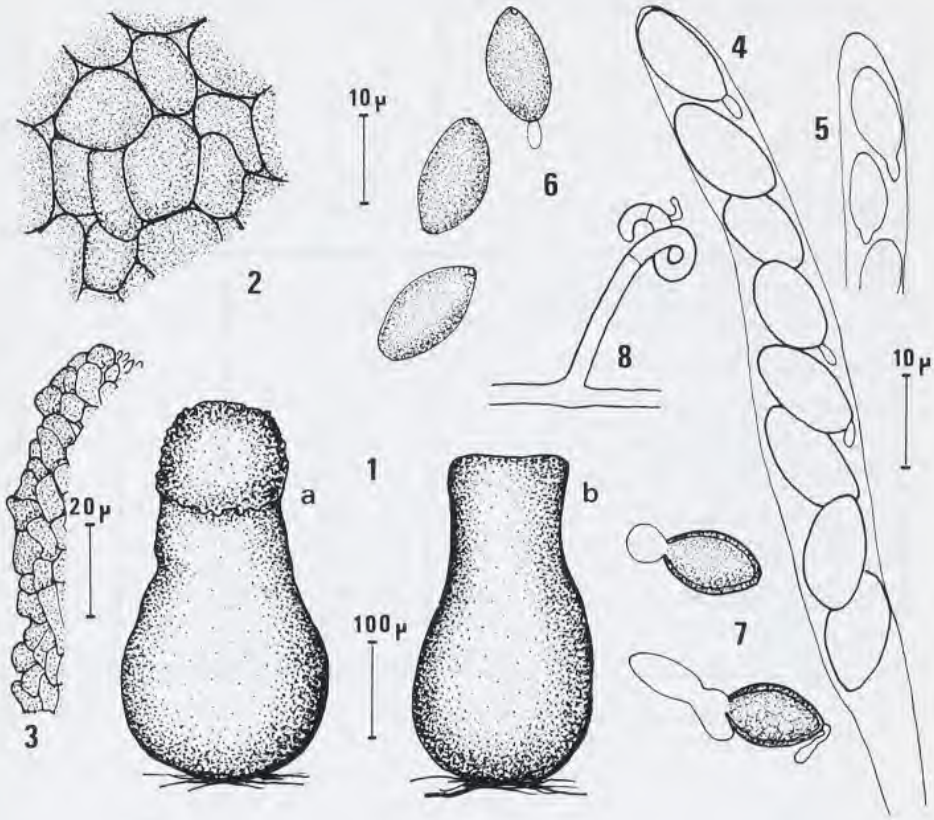
Ce champignon a été isolé de crottes de Gazelles récoltées par le Professeur J.P. BARRY, au Sahara algérien, Tademaït, à 30 km au N. d'Hassi Inifil, au pied de la dune du sel.

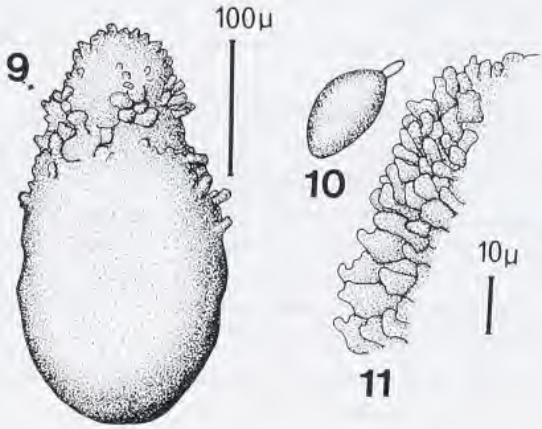
Par la dissymétrie du corps de ses ascospores, la présence d'un appendice primaire, l'absence d'appendice secondaire, la forme cylindrique des asques, *P. minicauda* se rapproche des espèces suivantes: *P. austro-americana* (Speg.) Mirza et Cain (1969), *P. fimbriata* (Bayer) Cain (1962) et *P. inaequalis* (Cain) Cain (1962).

Fig. 1 à 8: *Podospora minicauda*. – 1: Ascocarpes adultes, a est surmonté de la masse sporale; 2: Péridium, vue de face; 3: Péridium, vue tangentielle; 4: Asque; 5: Très jeunes spores dans un asque; 6: Ascospores adultes; 7: Germination de spores; 8: Naissance du primordium.

Fig. 9 à 11: *Podospora inaequalis*. – 9: Ascocarpe; 10: Spore; 11: Péridium, vue tangentielle.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

caractères \ espèces	P.austroamericana	P.fimbriata	P.inaequalis	P.minicauda
poils articulés agglutinés	0	+	0	0
cellules exopéridiales saillantes*	0	++	++	+
ascospores émises en dôme	0	0	0	+
nombre de spores par asque	8	8	4	8
pore germinatif apical	+	+		
pore germinatif subapical			+	+
longueur des spores	24-31	17-20	17-24	12-13
largeur des spores	10-13	7,5-9,5	10-13	7
long de l'appendice primaire	13-18	6-7,5	4-8	3-5
forme conidienne	+	+	0	0

* + : cellules peu saillantes
++ : cellules nettement saillantes

Le tableau ci-dessus donne les caractères distinctifs de ces espèces et les dimensions de leurs éléments. Il montre que, par ses ascospores à pore germinatif subapical et par l'absence de forme conidienne, *P. minicauda* est très proche de *P. inaequalis* (fig. 9 à 11), et qu'il en diffère par : les cellules exopéridiales moins saillantes, le nombre d'ascospores par asque, et le bouchon que forment les ascospores sur le col. Pour toutes ces raisons nous proposons la création d'une nouvelle espèce.

Diagnose latine

Podospora minicauda Faurel et Locquin-Linard, n. sp.

Ascomycetes, Sordariaceae. – Ascocarpi sparsi, superficiales, glabri, piriformes, 250-500 x 140-250µm, ostiolati, ochracei semitranslucidi, peridio pseudoparenchymatico, cellulis externis paulum eminentibus, ascis cylindratis, 8-sporis, 110-120 x 9-11µm, evanescentibus. Ascosporis brunneis, amygdaliformibus, (11) 12-14 (15) x (6) 7 (8)µm, levibus, appendice unico primario hyalino, 3-5 x 1,5-2µm, poro germinativo unico subapicali, appendici primario adverso. In stercoribus Gazella dorcas. Typus: P.C.

A P. inaequali differt magnitudine sporarum ac ascorum, numero sporarum in asco, cellulis peridialibus minus eminentibus.

Source : MNHN, Paris

Nous remercions M. ROMAGNESI à qui nous devons le texte latin de la diagnose.

BIBLIOGRAPHIE

Seuls sont cités les articles récents, on trouvera dans ceux-ci les nombreuses références des articles plus anciens.

CAILLEUX R., 1969 — Champignons stercoraux de République Centrafricaine II: Deux curieux *Podospora*. *Cahiers Maboké* VII (1) : 5-14.

CAILLEUX R., 1969 — Champignons stercoraux de République Centrafricaine III: *Podospora* nouveaux. *Cahiers Maboké* VII (2) : 87-102.

CAILLEUX R., 1971 — Champignons stercoraux de République Centrafricaine V: *Podospora* et *Zygopleurage*, espèces rencontrées, écologie. *Cahiers Maboké* IX (1) : 11-26.

CAIN R.F., 1962 — Studies of coprophilous Ascomycetes, 8. New species of *Podospora*. *Can. J. Bot.* 40: 447-490.

DONK M.A., 1964 — Nomina conservanda proposita, Pyrenomycetes. *Regnum vegetabile* 34 : 16-31.

FAUREL L. & SCHOTTER G., 1965 — Notes mycologiques : 4. Champignons coprophiles du Sahara Central et notamment de la Téfedest. *Rev. de Mycol.* 30 : 141-165.

FURUYA K. & UDAGAWA S.I., 1972 — Coprophilous Pyrenomycetes from Japan. I. *J. Gen. Appl. microbiol.* 18 : 433-454.

KHAN R.S. & CAIN R.F., 1972 — Five new species of *Podospora* from East Africa. *Canad. J. Bot.* 50 (8) : 1649-1661.

LOCQUIN M.V., 1975 — Guides des couleurs naturelles. Édit. Auteur Sens. 24 pl.

LUNDQVIST N., 1970 — New *Podospora* (Sordariaceae s. lat., Pyrenomycetes). *Svensk Bot. Tidskrift* 64 (4) : 409-420, 3 pl. h. t.

LUNDQVIST N., 1972 — Nordic Sordariaceae s. lat. *Symb. Bot. Upsal* 20 : 1-374.

LUNDQVIST N., 1973 — Studia fungorum fimi: I. New records of Podosporae and a new species, *P. papilionacea*. *Svensk Bot. Tidskrift* 67 : 34-53, 4 pl. h. t.

MOUCHACCA J., 1973 — *Podospora faurelii* sp. nov. *Rev. de Mycol.* 38 : 109-113.

MIRZA J.H. and AHMAD S.I., 1970 — A new species of *Podospora* from Pakistan. *Mycologia* 62 : 1003-1007.

MIRZA J.H. & CAIN R.F., 1969 — Revision of the genus *Podospora*. *Can. J. Bot.* 47 (12): 1999-2048.

NARENDRA D.V. & RAO V.G., 1976 — Studies into Coprophilous Fungi of Maharashtra (India) V. *Nova Hedw.* 27 (3-4) : 631-645.

RAM C., 1968 — Timber-attacking fungi from the state of Maranhao, Brazil. *Neurospora* with notes on some allies genera X. *Broteria* 37 : 13-25.

SHARMA M., 1976 — Studies on coprophilous Sordariaceae from India. I. *Podospora*. *Trans. Mycol. Soc. Japan* 17: 9-17.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ÉVALUATION DE LA CROISSANCE FONGIQUE AU COURS DU COMPOSTAGE DU LISIER DE PORC

par D. THOUVENOT, B. ABILY et M. MOREAU*

RÉSUMÉ. — Le lisier de porc dans lequel on introduit une source de cellulose de manière à porter son taux de matière sèche vers 40% se révèle être un milieu bien adapté à la croissance de champignons filamenteux tels les *Humicola*.

L'autoéchauffement qui se produit dans la masse du compost favorise l'installation spontanée d'une flore fongique thermophile représentée essentiellement par *Humicola insolens* et *Humicola grisea* var. *thermoidea*.

Pour évaluer la croissance du mycélium au cours du compostage et obtenir des informations sur les bioconversions (protéines et cellulose) consécutives à l'installation de ces deux espèces, nous avons adapté à nos conditions les méthodes analytiques applicables à la chitine, la cellulose et aux protéines.

La colonisation par les *Humicola* du lisier de porc fixé sur support cellulosique se traduit par une conversion d'environ 25% de l'azote protéique initial en protéines de nature fongique. Cette conversion est réalisée grâce à une utilisation d'une fraction de la cellulose comme source d'énergie.

SUMMARY. — When a cellulose source is added to porcine manure so that the dry weight is brought to 40g per cent, the mixture is found to favour the growth of filamentous fungi such as *Humicola*.

Self heating occuring in the compost mass favors the spontaneous induction of a thermophileous fungal flora mainly represented by *Humicola insolens* and *Humicola grisea* var. *thermoidea*.

Analytical methods used for chitine, cellulose and proteins measurements were adapted to our conditions so that informations about mycelium growth and proteins and cellulose bioconversions in the compost following the installation of both species could be obtained.

When *Humicola* has grown on the compost, about 25% of the original proteins nitrogen is transformed into fungal proteins. Such conversion is helped by cellulose which is used as an energy source.

* Laboratoire de Microbiologie appliquée à l'agriculture et aux industries alimentaires, Université de Bretagne Occidentale, 29283 Brest Cedex.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La quantité considérable de lisier produite dans les élevages de porcs (2 millions de m^3 par an pour la Bretagne) pose le problème de l'utilisation de ces déchets.

L'épandage est la voie traditionnelle d'élimination: le déséquilibre qu'il entraîne dans la fertilisation des sols, les nuisances (pollution des nappes phréatiques et des cours d'eau, odeur nauséabonde) qu'il produit dans l'environnement rendent cette solution peu acceptable.

Pour pallier ces inconvénients, divers procédés ont été proposés. Les traitements par voie de fermentation aérobie sont efficaces quant à la désodorisation. Parmi ceux-ci, un procédé assure conjointement désodorisation et production d'une matière valorisable; il s'agit du compostage. L'adjonction d'un support cellulosique réduit à la fois l'humidité excessive du milieu, permet une diffusion de l'oxygène propice au développement de champignons filamenteux et nuisibles aux bactéries anaérobies, génératrices des mauvaises odeurs (THOUVENOT et al., 1977).

Au premier stade du compostage, l'élévation naturelle de température provoque une pasteurisation; tandis que sont détruits les organismes pathogènes, intervient la colonisation du milieu par deux espèces d'*Humicola* thermophiles très tolérants vis-à-vis du pH (THOUVENOT et al., 1977). Ces espèces sont par ailleurs fréquemment associées aux déchets organiques en fermentation. Pour accélérer le processus naturel de colonisation du substrat, nous avons tenté, sans succès, l'inoculation précoce du lisier par l'*Humicola*. Afin de suivre la dynamique de cet envahissement et de préciser l'importance des bioconversions qui en résultent, il importait d'adapter à ce substrat complexe diverses techniques analytiques dont nous allons rendre compte.

I. MILIEUX DE CULTURE DES ESPECES FONGIQUES

Outre les milieux de culture courants utilisés pour la multiplication ou la conservation des souches, nous avons employé celui de Park et le lisier fixé sur copeaux de bois.

1. Milieu de Park :

Utilisé pour la mise en évidence de l'activité cellulolytique des champignons filamenteux.

$(NH_4)_2SO_4$	6,5 g	$CaCl_2$	0,1 g
$KHSO_4$	1,0 g	Extrait de levure	0,5 g
KCl	0,5 g	Cellulose	10 g
$MgSO_4, 7H_2O$	0,2 g	Agar	15 g
		Eau distillée q.s.p.	1000ml

L'activité cellulolytique est évaluée par la mesure du diamètre des auréoles d'éclaircissement du milieu, coulé en boîte de Pétri. L'inoculation est réalisée

Source : MNHN, Paris

de manière ponctuelle au centre de la boîte.

2. Lisier fixé

Le lisier de porc, prélevé sous forme de carottes dans une fosse profonde, est fixé sur un support cellulosique (copeaux de bois) de façon à ajuster le taux de matière sèches vers 40%.

Pour les essais en boîtes de Roux, le lisier fixé peut être stérilisé par deux autoclavages de 30 mn à 120° C à 24 heures d'intervalle.

L'adjonction d'un résidu cellulosique joue un triple rôle: - absorber une partie de l'eau du lisier brut de façon à porter le taux de matière sèche vers 40% - supplémenter en source carbonée par apport de cellulose, ce qui permet d'envisager une amélioration de la croissance du champignon - assurer enfin une meilleure diffusion de l'oxygène dans la masse du lisier au cours des retournements (THOUVENOT et al., 1977).

II. MÉTHODES ANALYTIQUES ET LEURS APPLICATIONS AU LISIER DE PORC

A. Dosage de l'azote protéique

Nous avons choisi pour le dosage de l'azote protéique dans le lisier fixé ou brut, un procédé applicable à la fois aux protéines solubles et insolubles, les méthodes classiques de Kjeldahl ou du Biuret étant inapplicables dans ce cas particulier.

Principe

Les protéines forment un complexe coloré avec le Noir amido 12 B.N. en milieu acétique. La quantité de colorant ainsi absorbé étant proportionnelle à celle des protéines, il suffit de doser la coloration résiduelle au spectrophotomètre à 615nm après précipitation du complexe protéine -colorant par l'acide trichloracétique puis centrifugation.

Étalonnage

Il a été réalisé à partir d'une protéine pure: la bacto Hémoglobine Difco, en

Tableau 1 - Volume des réactifs nécessaires à la réalisation d'une gamme d'étalonnage.

Suspension d'hémoglobine à 50 mg/100 ml CH_3COOH 1 %	10	8	6	4	2	0
CH_3COOH 1 %	26	28	30	32	34	36
Noir amido 12 BN : solution à 32 mg/100 ml CH_3COOH 1 %	2	2	2	2	2	2

Source : MNHN, Paris

utilisant le mode opératoire ci-après :

Les réactifs sont mélangés dans les proportions ci-dessus (ml) indiquées au tableau I.

Après 10 mn d'homogénéisation dans un «Ultra-Turrax», précipiter par 2ml d'acide trichloracétique à 50% puis centrifuger 10mn à 10.000 g. Après lecture de la densité optique du liquide surnageant à 615nm dans une cuve de chemin optique 1cm, tracer la courbe d'étalonnage (fig. 1).

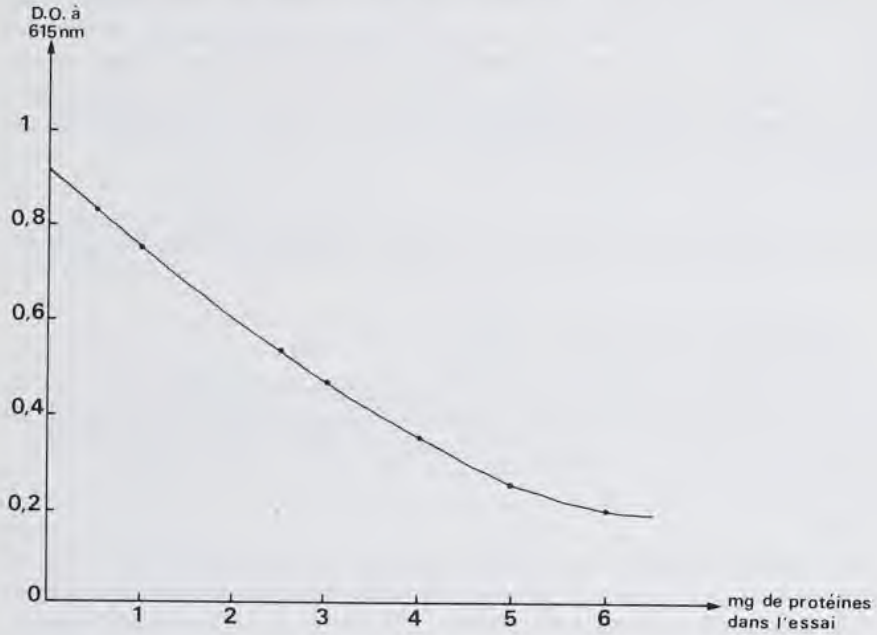


Fig. 1. — Variation de la densité optique en fonction de la quantité de protéines introduites dans l'essai. La courbe d'étalonnage ne sera utilisée que dans sa partie linéaire, c'est-à-dire jusqu'à 4 mg de protéines dans l'essai.

Dosage de l'azote protéique du mycélium

Les mycéliums d'*Humicola grisea* var. *thermoidea* et *Humicola insolens*, cultivés 96h à 50° dans le milieu M_2-levure en boîte de Roux, sont recueillis par filtration sur verre fritté. La masse fongique, lavée 5 fois à l'eau distillée est ensuite séchée puis homogénéisée à l'«Ultra turrax» pendant 10mn dans 100 ml d'acide acétique à 1%.

Dosage de l'azote protéique dans le lisier fixé

5 g de lisier fixé sont homogénéisés dans 100ml d'acide acétique à 1% puis traités comme précédemment.

Source : MNHN, Paris

B. Dosage de la cellulose

Nous avons utilisé la méthode de l'«Association of Official Analytical Chemists» (X., 1975).

Principe

La cellulose de l'échantillon est purifiée par deux traitements, acide puis basique, destinés à éliminer les substances qui lui sont liées; le résidu lavé et séché est ensuite pesé puis calciné. La cellulose est évaluée par la différence de poids entre le résidu d'hydrolyse et les cendres.

Mode opératoire

Soumettre à l'hydrolyse acide 2 g d'échantillon dans 200 ml H_2SO_4 1,25% bouillant pendant 30 mn. L'hydrolysat est ensuite filtré sur verre fritté et le résidu lavé par 2 fois 50-75 ml d'eau distillée bouillante. Après séchage sous vide, le résidu est soumis à l'hydrolyse alcaline pendant 30 mn dans NaOH 1,25% bouillant. L'hydrolysat est filtré sur verre fritté, le résidu lavé successivement par : 25ml H_2SO_4 1,25% bouillant; 3 fois 50ml d'eau distillée bouillante; 25ml d'éthanol à 95%.

Après séchage 2h à 130°C puis refroidissement, dans un dessicateur, le nouveau résidu est pesé (P1) avant d'être calciné pendant 30 mn à 600°C dans un four à moufles. Le poids des cendres est P2.

La cellulose, évaluée par la différence entre P1 et P2, pourra l'être aussi en % de matière sèche.

C. Dosage de la chitine

La méthode préconisée par LUNG CHI WU et al. (1975), modifiée par TOPPAN et al. (1976) a été adaptée aux conditions particulières du lisier.

Le dosage est réalisé sur le mycélium des deux *Humicola* dominants dans les conditions naturelles, cultivé d'une part sur milieu synthétique, d'autre part sur des échantillons de lisier fixé avant et après le traitement de compostage.

Principe

La chitine, haut polymère composé de N acétylglucosamine est hydrolysée totalement en milieu acide. La glucosamine libérée au cours de cette attaque est purifiée par passage sur une résine échangeuse d'ions puis dosée par une méthode colorimétrique grâce au complexe qu'elle forme avec la ninhydrine.

Préparation des échantillons de mycélium

Le mycélium cultivé «in vitro» est récolté par filtration sur membrane Millipore de porosité 0,45 μm, après 96h de culture à 50°C en milieu M_2-levure.

Le taux de matière sèche du mycélium lavé à l'eau distillée est mesuré après dessication à l'étuve à 105°C jusqu'à masse constante.

Hydrolyse acide

Dans un tube scellé, l'équivalent de 1mg de matière sèche mycélienne ou 50mg de lisier fixé sont soumis à une attaque par 5 ml d'HCl 6N, 6 heures à

Source : MNHN, Paris

100°C.

Purification de la glucosamine

Le contenu des tubes refroidis à température ambiante subit une évaporation sous vide; le résidu sec est repris par du tampon phosphate pH 7,3.0,1 M puis filtré sur papier Whatman n° 50. Le volume du filtrat est ajusté à 5 ml.

Une aliquote de 2,5ml est purifiée par passage sur une colonne de résine échangeuse d'ions Dowex 50,H^+, 50.100 Mesh équilibrée à pH 7,3 par du tampon phosphate; la hauteur de la colonne est de 22 cm, son diamètre de 1,5 cm.

Après introduction de l'échantillon, on élue successivement pendant une heure par 100ml de tampon phosphate pH 7,3 puis 2 heures par 100ml d'HCl 0,05 N et enfin 1 heure par 60ml d'HCl 0,1 N.

a) purification d'un mélange complexe d'acides aminés et glucosamine.

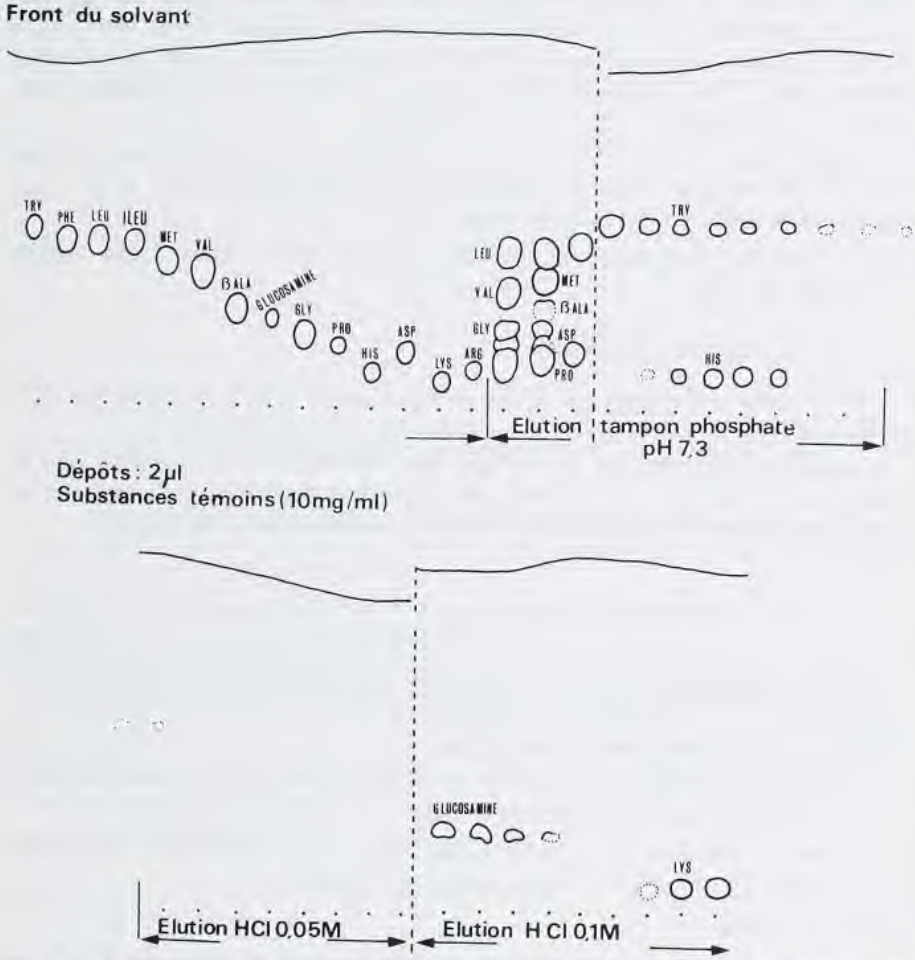


Fig. 2. — Chromatogrammes sur couches minces de gel de silice des fractions éluées au cours de la purification d'un mélange complexe d'acides aminés et glucosamine.

Source : MNHN, Paris

Les essais préliminaires ont été réalisés à partir d'une solution à pH 7,3 d'acides aminés et de glucosamine chacun à la concentration de 10 mg/ml.

Afin de contrôler la pureté des éluats et la nature des produits, des fractions de 10 ml sont recueillies à la sortie de la colonne et analysées en chromatographie sur couche mince de gel de silice G d'épaisseur 250 μm. La migration a lieu dans le mélange éluant : n.butanol/acide acétique/eau (60/20/20,v/v), en cuve saturée. La révélation est obtenue par pulvérisation d'une solution de ninhydrine puis séjour 5 mn à l'étuve à 105°C.

L'examen des chromatogrammes représentés dans la figure 2 révèle la présence de glucosamine dans les quatre premières fractions éluées par HCl 0,1 N.

b) purification de la glucosamine à partir du mycélium en culture pure.

La pureté des 6 premières fractions de 10 ml, éluées par HCl 0,1 N, est contrôlée en chromatographie sur couche mince avant d'être réunies pour être mises à sec et reprises par 1 ml d'eau distillée. Une aliquote de 0,2 ml sert à l'analyse colorimétrique.

c) purification de la glucosamine à partir du lisier fixé.

Dans ce cas, les fractions contenant la glucosamine ne sont pas suffisamment purifiées et contiennent encore d'autres substances colorables par la ninhydrine. Nous avons alors poursuivi la purification de la glucosamine par chromatographie sur couche mince de gel de silice G, d'épaisseur 500 μm.

La fraction contenant la glucosamine concentrée à 1 ml est déposée en une bande de 15 cm de long sur la plaque de gel de silice, entre deux dépôts de glucosamine standard. Après 2 heures de migration dans le mélange éluant : n.butanol/acide acétique/eau (60/20/20,v/v), les deux dépôts de glucosamine sont révélés par la ninhydrine. La bande de gel de silice comprise entre les deux taches est grattée puis reprise par 1 ml d'eau distillée. Une aliquote de 0,2 ml du liquide surnageant sert à l'analyse colorimétrique.

Dosage colorimétrique de la glucosamine

a) étalonnage

Une gamme étalon a été réalisée à partir d'une solution standard de glucosamine à 0,1 mg/ml dans l'eau distillée en utilisant le mode opératoire ci-après :

Les réactifs sont mélangés dans les proportions indiquées au tableau 2.

Après homogénéisation, placer les tubes 5 mn au bain marie bouillant puis refroidir dans l'eau; ajouter 5 ml de n.propanol au 1/2 dans l'eau distillée; laisser reposer 15 mn puis lire la densité optique à 570 nm contre le témoin sans glucosamine pour établir la courbe d'étalonnage (fig. 3).

b) dosage à partir du mycélium ou du lisier fixé.

Procéder comme précédemment en utilisant x ml de solution de glucosamine purifiée et 1 - x ml de solution diluante.

Source : MNHN, Paris

Tableau 2 - Volume des réactifs nécessaires à la réalisation d'une gamme d'étalonnage.

Tube n°	témoin 1	2	3	4	5	6
	volume des réactifs en ml					
Solution standard de glucosamine à 0,1 mg/ml	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5
Eau distillée	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0
Solution diluante : tampon citrate 0,2 M, pH 5,0/ méthylcellosolve (1/2, v/v)	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
Solution de ninhydrine préparée extemporanément :						
-ninhydrine à 40 mg/ml dans le méthylcellosolve	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25
-$SnCl_2$ à 1,6 mg/ml dans le tampon citrate 0,2M, pH 5,0	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25

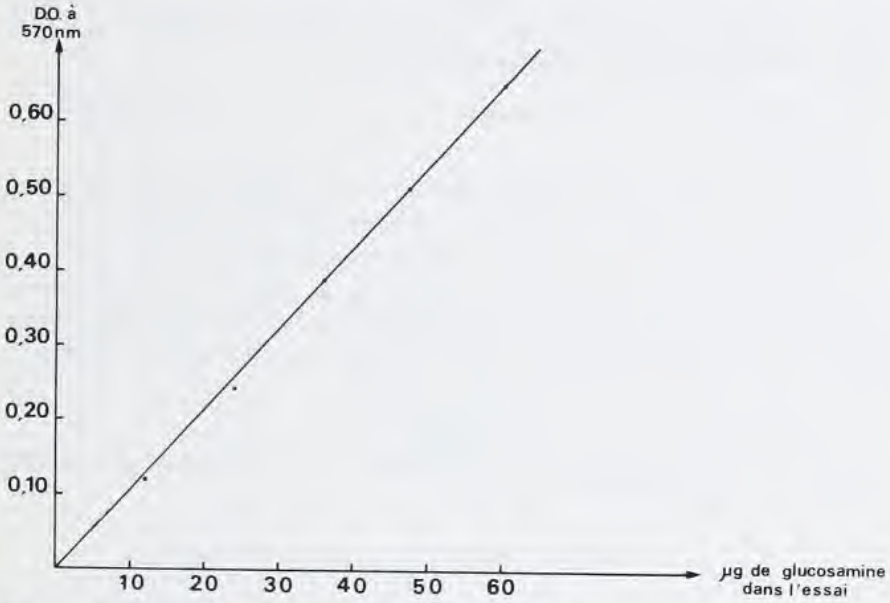


Fig. 3. – Variation de la D.O. en fonction de la quantité de glucosamine dans les essais.

Source : MNHN, Paris

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Pour apprécier les modifications du substrat consécutives au développement du mycélium d'*Humicola*, ou de toute autre espèce qui pourrait se révéler intéressante, nous avons précisé de façon quantitative le développement pondéral du mycélium, sa valeur protéique, ainsi que les bilans de l'azote protéique et de la cellulose au cours du traitement de compostage.

Évaluation de la biomasse fongique

Les méthodes directes ne permettent pas de connaître la masse du mycélium qui a colonisé le substrat. Nous avons donc eu recours au dosage de la chitine, haut polymère hydrolysable en glucosamine. Cette substance est en effet spécifique de la paroi de nombreuses espèces fongiques dont les *Humicola* et des arthropodes.

Les dosages, en culture pure, de l'*Humicola grisea* révèlent une teneur oscillant entre 8,3 et 9% de glucosamine par rapport à la matière sèche; chez l'*Humicola insolens*, la teneur est voisine de 9,5%.

Pour évaluer la biomasse fongique dans le lisier fixé, nous avons dosé la glucosamine avant et après traitement de compostage.

Les résultats du tableau 3 confirment l'augmentation importante de la masse mycélienne, d'ailleurs visible au cours du compostage.

Tableau 3 - Evolution de la chitine et de la biomasse fongique au cours du compostage

Nombre de jours de traitement	glucosamine mg/100g de matière sèche	biomasse fongique en g/100 g de matière sèche
0	31 22 40	0,34 0,24 m = 0,34 0,44
15	151 213 167	1,67 2,36 m = 1,96 1,85

Valeur protéique du mycélium d'*Humicola*

En culture pure, les teneurs en protéines d'*Humicola grisea* var. *thermoidea* et d'*Humicola insolens* sont respectivement de 22,8% et 17,2% par rapport au poids sec.

La connaissance de la masse mycélienne d'une part, de sa teneur en protéines d'autre part, permet d'évaluer l'importance des protéines d'origine fongique.

Source : MNHN, Paris

Bilan protéique au cours du compostage

Nous avons dosé l'azote protéique du lisier fixé avant et après 15 jours de compostage (tableau 4).

Tableau 4 - Evolution de l'azote protéique au cours du compostage

Nombre de jours de traitement	Matière sèche %	Protéines % de matière sèche
0	33,8	1,4 1,3 1,4
15	44,6	1,3 1,4 1,3

Après 15 jours de traitement, la teneur du lisier en azote protéique n'a pratiquement pas varié. Les protéines initiales sont en fait transformées partiellement en protéines fongiques.

Pour évaluer l'ampleur de cette transformation, nous avons calculé la proportion des protéines d'origine fongique par rapport aux protéines totales.

Sur la base d'une richesse moyenne de 20% du mycélium d'*Humicola* en protéines, il apparaît qu'après 15 jours de compostage, 29% des protéines sont d'origine fongique alors que 5% seulement l'étaient au début du traitement.

Bilan de la cellulose au cours du traitement

L'évolution de la mycoflore fait intervenir plusieurs espèces se révélant cellulolytiques dans les conditions expérimentales où la cellulose est la seule source carbonée. Nous avons cherché à savoir si cette propriété intéressante était mise à profit en dosant la cellulose avant et après traitement du lisier.

Après 15 jours de compostage à 50°C, 7% environ de la cellulose a été hydrolysée par la microflore du lisier fixé et plus particulièrement par les *Humicola*.

Cette hydrolyse partielle non négligeable, dans un délai court et compte tenu des difficultés d'attaque d'un tel substrat, riche en cellulose mais associée à la lignine, a servi de source d'énergie pour la croissance des *Humicola*. Ils ont ainsi converti une fraction des protéines des déjections et celles d'origine bactérienne en protéines fongiques, probablement de meilleure valeur nutritive.

Le compostage du lisier de porc nécessite l'adjonction d'un support en proportion telle que la matière sèche du milieu avoisine 40%. Dans ces conditions, l'autoéchauffement qui se produit provoque dès le 15e jour une sélection sévère de la microflore qui se réduit presque exclusivement à des *Bacillus* et *Humicola*

Source : MNHN, Paris

thermophiles. La colonisation du compost par les *Humicola* se fait en partie grâce à l'utilisation de la cellulose du milieu en tant que source d'énergie; en effet, la source carbonée est un facteur limitant la croissance des champignons filamenteux dans le lisier brut. Cette augmentation de la biomasse fongique s'accompagne d'une conversion de l'azote protéique du compost en protéines fongiques. Le taux de transformation que nous avons évalué est probablement un minimum car nous avons dû considérer comme constante la teneur en chitine de la paroi du mycélium au cours du compostage. Or des travaux récents (SHARMA et al., 1977) montrent que le taux de glucosamine peut baisser sensiblement avec l'âge de la culture, les conditions d'aération. Ce dosage, s'il n'a pas valeur absolue, reste néanmoins un bon indicateur de la biomasse fongique dans un substrat aussi complexe que le lisier de porc, en l'absence de méthode plus fiable. Une correction pourrait néanmoins intervenir en établissant la courbe de variation du taux de chitine en fonction de l'âge d'une culture pure d'*Humicola* en milieu synthétique. Cependant, une telle correction n'aurait pas non plus de valeur absolue car il n'est pas du tout certain que la variation du taux de chitine dans un mycélium suive la même loi quel que soit le milieu, qu'il soit liquide ou solide, simple, ou complexe.

BIBLIOGRAPHIE

SHARMA P.D., FISHER P.J., WEBSTER J., 1977 — Critique of the chitin assay for estimation of fungal biomass. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 69 : 479-483.

THOUVENOT D., ABILY B., BEAUMONT L. — Valorisation du lisier de porc par action des champignons filamenteux. Comptes rendus du Symposium «Sol et déchets solides», Orléans, 15-18 mars 1977. Collection Recherche et Environnement (sous presse).

TOPPAN A., ESQUERRE-TUGAYE M.T., TOUZE A., 1976 — An improved approach for the accurate determination of fungal pathogens in diseases plants. *Physiological Plant Pathology* 9 : 241-251.

WU L.C., STAHMANN M.A., 1975 — Chromatographic estimation of fungal mass in plant materials. *Phytopathology* 65 : 1032-1034.

X., 1975 — Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists, p. 136. Publié par «the Association of Official Analytical Chemists», Po Box 540, Washington.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LES CHAMPIGNONS : OBJETS SACRÉS OU SATANIQUES ?

par Roger HEIM *

Je suis à la fois ému et confus de me trouver ici parmi vous en ce jour. C'est une circonstance dont je mesure personnellement la signification exceptionnelle, la chance qui m'en est donnée et la place qu'elle prendra dans mes souvenirs les plus sacrés.

Tout d'abord parce que votre illustre Académie, qui me reçoit, est l'émanation à travers les siècles de l'élite d'un pays dont le rôle, la personnalité ethnique, intellectuelle, caractérielle, le rayonnement, et le courage, sont autant d'exemples apportés de longue date à la civilisation occidentale en un trait d'union historique né des steppes nordiques et des montagnes ouraliennes, et venu se déposer comme un limon fertile au sein des plaines et de la vallée de la Tisza. Car à travers les fluctuations du passé, les sursauts et les épreuves imposés à votre peuple, les guerres et les révolutions, votre pays, dans l'unité de son génie, est demeuré intact selon la tradition de ses vertus. En tant qu'ancien Président de l'Académie des Sciences de France, je vous apporte aussi de celle-ci un cordial et admiratif salut.

Nous sommes réunis ici autour du souvenir d'une grande et noble figure dont le nom appartient au prix que vous avez créé pour honorer tous les cinq ans un naturaliste qui a voué sa tâche à l'étude des champignons (1). Devant l'oeuvre de CLUSIUS (Charles de Lécluse, né à Arras en 1526, mort à Leyde en 1609), je me sens bien dépouillé, frappé de scrupules, car l'honneur que vous m'avez consenti dépasse de loin les mérites que vous avez cru discerner dans l'activité que j'ai livrée depuis 50 ans à la Mycologie en tant que science rigoureuse, ouverte sur un renouvellement qu'elle doit à celui des techniques, mais aussi en tant que culture et que relique de civilisation. Et pourtant il y a quatre siècles et demi que Charles de Lécluse est né. Certes, je n'aurai pas la prétention de vous rappeler les étapes de sa longue carrière après les remarquables exposés faits par plusieurs d'entre vous. Je voudrais ajouter seulement que rares sont ceux qui ont comme lui à la fois connu autant d'épreuves physiques et réuni de courage pour les affronter en face de l'adversité dans le mutisme de la sérénité. Sa vie n'a pas seulement brillé d'une scintillante lumière projetée sur l'avenir d'une science qu'il a découverte en attendant que d'autres l'ordonnent. Elle est également un pur exemple livré par sa vaillance et par son coeur aux générations montantes. Mais il pose aussi certains problèmes de psychologie. La marque du Collège des Trois Langues fondé à Louvain sur les conseils d'Érasme, puis la découverte à Montpellier d'un Maître indiscuté, Guillaume Rondelet, éclairent son adolescence.

Botaniste déjà célèbre, c'est en Hongrie que la générosité et l'hospitalité du Sénéchal baron de Bathyan permirent à Clusius dans le château de Güssing d'étudier les champignons qu'il recueillait dans les forêts du pays, et de faire naître de ses observations incisives les bases descriptives d'une science jusque là empirique.

(1) Le prix fût décerné pour la première fois à Albert Pilat, l'éminent mycologue tchécoslovaque.

* Discours prononcé par Roger HEIM devant l'Académie des Sciences de Budapest à l'occasion de la remise à l'auteur du prix Clusius.

Source : MNHN, Paris

L'apothéose finale récompensera 60 années de lutte incessante contre l'adversité et pour le savoir, dans la pauvreté née de son désintéressement et de sa modestie.

Ses voyages à travers toute l'Europe, du Portugal à la Baltique, de Londres à Vienne, de Leyde à Rome, avaient creusé le champ de ses herborisations et vivifié le coup d'oeil d'une vision exceptionnelle.

Le génie peut naître d'une flamme brûlante mais il peut aussi venir d'une aptitude où la fécondité des tendances, des connaissances, du savoir ne connaît pas de limites, et tel fut l'exemple de Clusius. La richesse de ses dons semble ne pas avoir connu de limites. Tout en lui est marqué de la conjonction d'une création quantitative et d'une perforance qualitative. Il parle le latin parfaitement, mais aussi le grec, l'allemand, le flamand, l'espagnol, l'italien, le portugais. Il devient un maître de la Botanique descriptive, celui de la diagnose la plus minutieuse, mais il s'intéresse aussi à la zoologie, à l'horticulture, à la minéralogie, à la numismatique, à l'épigraphie. Non seulement, il a parcouru à peu près toute la nature européenne mais il connaît chaque centre intellectuel renommé. Il impose la chronologie de son temps aux saisons : l'hiver il rédige et dessine, l'été il herborise.

Jean Conrad, évêque d'Eystadt le nomme le prince des botanistes. Delobel, le premier de tous les écrivains dans la science des plantes. Heinsius le considère comme l'un des plus érudits de son temps. Sprengel, tient son oeuvre pour un éternel monument de génie et de science. George Cuvier l'appellera l'homme le plus savant de son siècle.

Bref, Clusius ajoutait à une vision perforante qui fut la source de ses qualités exceptionnelles d'observateur, les dons multiples, si rarement réunis sur un même homme. Autrement dit, il dépassait la dimension humaine y ajoutant encore les vertus de l'âme : sa bonté, sa modestie, sa complaisance, son attention, son indulgence. Le feu de la vocation, l'amour précoce pour les plantes, brûlent en lui depuis son plus jeune âge. Rien n'éteindra cette lueur fulgurante. Et cependant sa vie fut sillonnée de malheurs. Enfant, sa santé est très délicate. A 24 ans, il est terrassé par une grave crise d'hydropisie, que Rondelet guérit. A 30 ans, alors qu'il parcourait l'Espagne à cheval, celui-ci tomba dans un précipice avec son cavalier qui se brisa le bras et la jambe droites. A Vienne, plus tard, à l'âge de 53 ans, il se luxa le pied gauche et se fractura la cheville. Huit ans après, à Francfort-sur-le-Main, il se brisa la hanche et les chirurgiens l'ayant mal soigné, il en devenait boiteux et devait utiliser deux béquilles. Tout exercice lui est alors interdit. Il lui fallait demeurer assis ou couché. D'autres graves ennuis le frappent : calculs, douleurs intestinales et hernie dont il devait mourir à 83 ans alors que l'Académie de Leyde lui avait ouvert ses portes depuis dix ans, lui apportant enfin une situation qui lui permît de vivre.

Clusius avait en horreur les champignons en tant qu'aliments et il s'est toujours refusé à en consommer la moindre parcelle. On peut discuter sur le sens de cette hostilité mycophobique coexistant avec un enthousiasme scientifique inaltérable pour les champignons en tant qu'objets d'étude. Au cours d'un déjeuner au château de Güssing, qu'avait ouvert à Clusius, l'illustre sénéchal baron de Batthyan, ce dernier, s'adressant au botaniste et à ses jeunes hôtes, gourmets mycophages, s'étonna en plaisantant que celui-ci se permît d'écrire une publication sur les champignons alors qu'il n'avait jamais voulu goûter à ceux-ci, même une seule fois. Mais le paradoxe va plus loin. Clusius apporta des descriptions minutieuses de recettes culinaires appliquées notamment par les paysans hongrois au *Boletus edulis* qui constitue la 3ème espèce du 16ème genre dans le *Fungorum in Pannoniis*. Nous voici confrontés avec une énigme. Comment expliquer une telle contradiction? J'essaierai.

Elle est moins aisée à comprendre que la raison qui frappe l'hostilité des Anglo-saxons pour les champignons qu'ils séparent en mushrooms et toadstools (escabeau de crapaud) pour des causes inspirées de puritanisme, probablement

Source : MNHN, Paris

dues à l'aspect phallique de certains de ces cryptogames, et d'autre part, à la réputation démoniaque ou satanique de l'Amanite tue-mouche telle que l'interprétaient les peintres diaboliques du Moyen Age, et notamment Hieronymus Bosch.

Nous entrons dans le sujet de mon propos :

Les réserves marquées par De Lécluse à l'égard du monde fongique appartiennent à des considérations qui rejoignent l'ardeur que son sens visuel appliquait à la caractérisation des espèces. C'est l'inconnu, l'ignorance de la botanique balbutiante propre à ces végétaux qui l'a frappé, la pluralité de leurs formes, la beauté de leurs pigments, le mystère de leur croissance, toutes données bien propres à naître d'un goût pour l'inédit et pour la difficulté. L'universalité du génie de Clusius, cette sorte de capacité d'intégration inattendue et illimitée, analytique et encyclopédique, ce qui donne à l'homme l'extrême mesure de son pouvoir explique l'apparente répulsion que l'éminent botaniste entretenait à l'égard du monde fongique en tant que nourriture terrestre. Je crois simplement qu'il considérait ces êtres, dignes de son intérêt, de la passion qu'il leur appliquait, en tant que végétaux quelque peu sacrés à ses yeux et qui excluait de s'en servir autrement que pour l'étude désintéressée. Voilà qui s'applique mieux au tempérament secret, pur, modeste, de Clusius. Et ce mot sacré rejoint la mythologie car on le découvre à tout instant dans l'étude des cérémonies auxquelles se prêtent ou se sont prêtées certaines de ces espèces auprès des populations anciennes. Les champignons ont suscité le respect de Clusius, de même - nous allons le voir - qu'au Mexique, en Sibérie, en Nouvelle-Guinée, en Orissa chez les Santals, où ils apparaissent des objets animés d'un pouvoir en quelque sorte surnaturel, selon les études et les mises à jour que Gordon Wasson et nous-même avons réalisées et qui vont faire l'objet de mon discours.

Au cours de nos expéditions à Madagascar en 1934-35 et en Afrique Noire depuis 1939 nous avons orienté une partie de nos investigations sur l'usage que les autochtones tirent de certaines espèces fongiques et des raisons qui sont à l'origine de diverses constatations, de légendes et de mythes. Déjà à Madagascar les rapports entre la foudre et les champignons ont retenu mon attention de même qu'en Afrique centrale, mes études sur la place qu'ont acquises en médecine, en sorcellerie, ces cryptogames parmi les Lissongos, et surtout sur la nomenclature linguistique qui met en évidence les rapports entre champignons et animaux. Grand était le savoir indiscutable des Noirs à cet égard avant leur modernisation politique. Le raisonnement qui s'attachait à ces faits s'exprime dans des images non pas seulement concrètes comme l'affirment à tort pour les plantes et les animaux en général certains ethnologues, mais aussi parfois abstraites comme l'a souligné Claude Lévi-Strauss. Ainsi, le vocabulaire mycologique des Lissongos et plus généralement les signes qui forment ainsi le support linguistique de la pensée parfois primitive permettent de pénétrer les bases des classifications totémiques. La connaissance particulière à certains peuples à l'égard de leur flore mycologique permet d'établir, grâce aux appellations imagées dont ils dotent leurs champignons et au symbolisme qu'ils emploient, de notables éléments d'information sur les problèmes propres

Source : MNHN, Paris

à l'activité sociale et intellectuelle de tels groupes ethniques, bref à leur niveau culturel. L'acuité d'observation, les tendances imaginaires, les rapprochements créateurs de liens poétiques, ajoutent leur signification comme autant de reflets d'un symbolisme qui n'est pas limité aux animaux et à certaines plantes mais s'applique au large clavier mycologique. Ce vocabulaire emprunte parfois ses éléments à la forme qui sera définie non objectivement mais par comparaison, par ressemblance avec un autre végétal ou animal ou un individu humain ou un objet usuel. Ainsi le *Leucoporus Sacer*, polypore sclérotique à long pied, portera le nom du bâton sur lequel les vieillards s'appuient pour marcher, le *Clathre* grillagé et le *Dictyophora* à tunique dentelée connaissent en lissongo le même nom que les paniers tressés utilisés par les femmes de cette race. Ici, dans le cas de ces Phalloïdées, le terme lissongo s'inspire de la pudeur native des Noirs qui préfèrent utiliser le *sangui* familial plutôt que la comparaison érotique des descripteurs européens. Le gros gastéromycète sphérique, *Langermannia Fenzii*, à croissance très rapide, portera le nom de *mboubou* qui est celui de certains poissons - les diodons - qui se gonflent comme une outre, comparaison judicieuse qui lie le végétal à l'animal, exprimant à la fois la forme globuleuse et la rapidité de développement.

Parfois, la comparaison acquiert une précision imaginative remarquable utilisant des organes particuliers des animaux : les serres acérées d'un aigle, la corne effilée et pointue de la gazelle qui désignera le long mucron du chapeau d'un *Termitomyces* : le *clypeatus*.

Avec la couleur, nous retrouvons par comparaison dans l'appellation fongique les teintes d'un animal familier, d'un pigeon, d'une antilope, et parfois un signe de rapprochement qui touche au principe des affinités : ainsi les Clavaires, en raison de la diversité de leurs teintes, portent le nom quelque peu générique de l'arc en ciel, *Kongo*. Bien entendu, la comestibilité ou la toxicité d'une espèce, selon le classement des champignons adopté par ces africains, peut se retrouver dans le terme, par exemple *Kodo* - la chose qui est morte - c'est-à-dire qui provoque la mort.

Enfin, une circonstance saisonnière peut être liée à la fois au chant d'un oiseau et à l'apparition d'un champignon : l'un des *Termitomyces*, le *mammiformis* porte le nom suivant : mombolokobaloko c'est-à-dire celui qui apparaît au début de la saison sèche quand commence à chanter le pigeon noir ou olikoko : trois données attachées synchroniquement dans la même expression verbale, le climat, l'oiseau et son chant.

Ainsi, les noms vernaculaires dont bénéficient les champignons révèlent à la fois la sûreté du regard et une imagination qui se manifeste par la traduction de traits comparatifs, rapportés à d'autres objets naturels, en premier lieu aux animaux; en somme, leur langage expressif s'inspire de relations fortuites ou logiques, immédiates ou réfléchies, quelquefois de tendance totémique, souvent évocatrices et par là-même aptes, subconsciemment peut-être, à une signification poétique selon notre sens. Ces expressions permettent de mesurer, toutes proportions gardées, à la fois le niveau culturel et le pouvoir des connaissances d'une ethnie déterminée.

Source : MNHN, Paris

Une question se pose pour un mycologue européen : retrouve-t-on dans ces connaissances directement suggérées une notion de parenté systématique, autrement dit les Lissongos ont-ils un concept acceptable propre aux affinités entre les espèces? Je donnerai un exemple remarquable de telles interprétations. Parmi les discomycètes, un esprit étranger à la mycologie éprouverait quelque peine à rapprocher les *Cookeina* des *Phillipsia*. Or, le nom lissongo de ces derniers, *ngomokotokola* signifie littéralement la maman du *mokotokolo* qui est le nom du *Cookeina*. Ainsi, le sens des parentés s'applique ici à un cas où la ressemblance physionomique est presque indécelable sans le concours du microscope. Nous retrouvons là l'existence d'un sens profond mais purement subjectif, prémonitoire ou intuitif des affinités. Le coup d'oeil perforant du lissongo constamment en communion avec la nature a remplacé l'analyse scientifique précise du mycologue moderne. Nous donnerons un exemple plus démonstratif avec la classification des Bolets par les Kuma de Nouvelle Guinée.

Les Bolets sataniques

C'est en août 1963 qu'avec R.G. WASSON nous nous sommes rendus au centre de la Nouvelle-Guinée australienne pour essayer d'élucider un étrange problème suscité par plusieurs ethnies encore primitives, celle des Kuma notamment restée encore il y a 20 ans à l'âge de pierre, et soumis à une étrange folie passagère qui suit l'ingestion de certaines espèces de champignons. Les hommes deviennent, sous cette action, frissonnants, excités, se décorent d'une façon extravagante et terrorisent ceux de leurs semblables restés insensibles à de tels effets hystériques. Nous avons pu découvrir les Bolets cause de cette folie, y détecter avec A. HOFMANN des traces de 2 substances indoliques et mettre en évidence l'action prédominante d'un *Boletus* que j'ai appelé *manicus* et qui se montre différent mais proche d'une espèce européenne, le *Boletus Satanas*, le Cèpe Satan. La ressemblance de ces scènes délirantes mais non dangereuses avec celles que provoque l'*Amanita muscaria* en Sibérie nous a paru évidente, malgré l'absence de tout contact géographique, et les différences dans la nature des espèces coupables. Mais mêmes propensions au théâtre, au divertissement. Nous avons pensé qu'un rapprochement suggestif, basé sur des éléments de proximité linguistique, apparaissait entre les manifestations explosives des Kuma et celles de certains oiseaux du Paradis, les *Raggiana*, lors de la période nuptiale. Ici le contact totémique avec la nature apparaît. Les Kuma, marqués d'une prédilection vis-à-vis des mises en scènes théâtrales, du jeu de la supercherie, des manifestations bruyantes, tapageuses, rejoignent les Paléosibériens et utilisent à cet effet l'ingestion de certaines espèces de champignons dont les chefs de file sont des bolets. D'un côté un théâtre auquel participent comme acteurs ou comme spectateurs tout le village, d'un autre la réalisation d'un spectacle plus châtié, plus complexe, plus choisi. Nous sommes au seuil du psychodrame moderne.

Il est à remarquer que les désignations des Lissongos expriment souvent un souci que nous nommerions écologique : le lieu, le moment du jour, la saison, l'espèce accompagnatrice, bref l'environnement et les circonstances écologiques pénètrent fréquemment dans le terme, qui les traduit concisément.

Source : MNHN, Paris

Enfin, et c'est là une remarque essentielle, l'intérêt que les Lissongos portent aux champignons, transcrits dans les appellations qu'ils confèrent à ceux-ci, est loin d'être constamment le simple reflet d'un profit alimentaire, ou économique, ou médicinal : il rejoint souvent le domaine de la connaissance pure. Nous retrouverons cette remarque dans le vocabulaire yuwi des Papous de la Wahgi qui connaissent 300 espèces de champignons et distinguent un *Hypnum* d'un *Fissidens* parmi les Muscinées.

Nous avons ainsi rapproché des données portant sur le savoir de deux observateurs situés aux deux pôles, aux deux extrémités de l'esprit, le génie analytique de Clusius d'un côté, l'instinct intuitif et pareillement désintéressé d'un Lissongo d'Afrique noire. Les deux exemples qui s'opposent et se renouent portent également la marque de l'intérêt tiré de la découverte d'un objet naturel vivant, et de la relation qui unit le champignon à la vie complexe dans laquelle le naturaliste-né puise ses éléments d'acquisition, grâce à son coup d'oeil ou à son génie.

Conclusion

Ainsi, nos investigations ont révélé qu'il avait existé et qu'il subsistait encore en divers lieux du monde des cérémonies théâtrales ou sacrées, introduites dans l'activité sociale des ethnies correspondantes, liées à des objectifs soit religieux, soit divertissants, soit magiques, frôlant le sens mystérieux de la télépathie, voire de la divination et que ces pratiques tiraient leur origine des symptômes ressentis sous l'action plus ou moins efficace produite par l'ingestion de champignons déterminés renfermant pour la plupart des corps chimiques alors inconnus : les effets hallucinatoires colorés appartiennent en première place à l'inventaire psychophysiologique de telles conséquences. Certes, la place privilégiée occupée par les champignons dans ce domaine rejoint celle que produisent certaines plantes supérieures, mais son intérêt touche à des usages qui éclairent plus particulièrement des comportements sociaux et culturels. Ces prolongements vont de la boisson la plus sacrée de la civilisation védique, celle du soma, jusqu'aux jeux désordonnés et traditionnels des Kuma; depuis les 4 espèces de putka animées des Santals, opposées à toutes les autres sortes de champignons, dites inanimées, et qui possèdent des vertus cosmogoniques en rapport avec la foudre et les rapprochent des étoiles et des planètes, jusqu'aux observations d'ordre à la fois occultes et thaumaturgiques, mais positives et respectables, des prêtres mayas et mazatèques. Les raisons empiriques attachées à ces légendes sont souvent explicables par des présences de substances mises en évidence par nos méthodes chromatographiques et l'emploi analytique du spectrophotomètre de masse. Ainsi, les techniques les plus avancées de la science moderne apportent leurs explications, leurs confirmations, leurs précisions aux suppositions incomplètes d'une parascience primitive née du pouvoir visuel perforant de certains de nos ancêtres et qui vient pénétrer dans la catharsis ou la purification de l'âme de l'ethnie en ouvrant aux humains, et déjà et surtout aux primitifs, une porte - et une espérance - vers l'évasion hors d'une vie matérielle livrée à l'angoisse de la mort. Les champignons psychodysleptiques, psychotoniques, doxopathiques ont joué leur rôle dans la conquête de l'espérance.

Source : MNHN, Paris

LES CHAMPIGNONS TOXIQUES ET HALLUGINOGENES *

L'ouvrage que Roger Heim vient de consacrer aux champignons toxiques et hallucinogènes est une mise au point probablement définitive sur ce chapitre si curieux et difficile de la Mycologie. Il ne pouvait venir plus tôt, car ce n'est que depuis quelques années que les chimistes ont disposé de la technique nécessaire à l'analyse des substances en cause, et si les champignons toxiques qu'on peut appeler classiques sont connus depuis longtemps, il s'en est avéré d'autres qu'on n'avait jamais soupçonnés. De plus, la série des hallucinogènes a été une véritable révélation, grâce aux travaux des Wasson, et de l'Auteur lui-même, qui les a récoltés sur place, essayés sur sa propre personne, et cultivés au Muséum avec assez de succès et d'abondance pour rendre possible leur étude approfondie.

Après un excellent Avant-propos, vient un chapitre consacré à l'historique de la question.

Puis, un coup d'oeil sur les espèces toxiques des régions tropicales ou subtropicales nous apprend que nos pays tempérés n'ont pas seuls le privilège de posséder des champignons mortels. Le Japon, toute l'Afrique Équatoriale, l'Amérique du Sud, l'Asie du sud en sont fort riches et n'ont rien à nous envier sur ce point.

Vient ensuite une classification des formes d'intoxications, et l'auteur les répartit en sept chapitres : les syndromes phalloïdiens, les intoxications muscariniques, les intoxications inconstantes ou conditionnelles, les intoxications provoquées par les champignons crus, les intoxications de type gastro-intestinal, enfin les intoxications à caractères de botulisme provoquées par des champignons plus ou moins corrompus.

Viennent enfin les champignons à action stimulante ou dépressive, l'ergotisme, et les champignons proprement hallucinogènes. Le plan étant ainsi proposé, il est développé tout au long de l'ouvrage. On y verra avec étonnement les formules développées des diverses toxines contenues dans l'Amanite phalloïde, par exemple, et il faut être déjà un chimiste virtuose pour en saisir avec clarté toute la complexité. Il est peut-être permis, en passant, à un profane de se demander comment des organismes aussi primitifs que les mycéliums des champignons peuvent fabriquer des substances aussi complexes, et pourquoi. Mais c'est là une question que les vrais mycologues n'ont pas le droit de se poser.

* Roger HEIM, Boubée. Paris 1978, 270 p.

Source : MNHN, Paris

Les dernières observations cliniques permettent à l'Auteur de montrer le mécanisme de ces intoxications, et les remèdes qui nous sont maintenant proposés. Tous les traitements institués sont passés en revue, et rien n'a été oublié des expériences tentées par les médecins pour enrayer les ravages provoqués par cette famille de champignons.

A côté des Amanites mortelles se trouvent des Lépiotes qui gravitent autour de *L. helveola*, et le *Cortinarius orellanus*. Ces deux espèces heureusement assez rares et d'aspect peu engageant, provoquent peu d'accidents, mais très graves, en particulier la dernière, en Europe Centrale et de l'Est.

Les intoxications muscariniques sont examinées selon la même méthode, et l'Auteur range dans cette catégorie, mais séparément, les Amanites *muscaria* et *pantherina* d'une part, et les Clitocybes givrés et divers Inocybes d'autre part.

Le chapitre des intoxications dites inconstantes ou aléatoires est un des plus curieux, et ce n'est que tout récemment que l'on en a débrouillé le mécanisme. Certaines espèces (surtout des Ascomycètes) possèdent à l'état cru un pouvoir hémolytique considérable, d'autres provoquent des phénomènes d'anaphylaxie encore mal expliqués, comme la Gyromitre. Et les effets du *Coprinus atramentarius* consommé en même temps que de trop larges libations alcoolisées est bien connu. On en trouvera ici l'explication.

Les «grands indigestes» comme l'Entolome livide, le Clitocybe de l'olivier et le Tricholome tigré sont traités avec la minutie qu'ils requièrent, ainsi que diverses Psalliotes, et les Hébélomes dont la consommation aboutit à des troubles digestifs qui peuvent être graves. Les champignons émétiques, comme le *Boletus Satanas*, ou purgatifs comme certaines Clavaires ne sont pas oubliés. Un petit chapitre est consacré aux champignons «maléfiques», et à ceux qui étaient utilisés dans les opérations de sorcellerie.

Mais le chapitre qui étonnera le plus les lecteurs occidentaux est celui qui est consacré aux champignons hallucinogènes. Dans nos pays, il n'y a guère que l'Amanite tue-mouches et quelques Psilocybes et *Panaeolus* qu'il vaut mieux ne pas révéler aux profanes. Mais les pays tropicaux en possèdent des séries extraordinaires, et les peuples de l'Amérique Centrale comme ceux de la Nelle-Guinée les ont utilisés et les utilisent encore, soit dans un dessein magique, soit pour provoquer des ivresses collectives extravagantes. C'est des champignons du Mexique en particulier qu'on a pu extraire la Psilocybine, responsable d'hallucinations colorées et de véritables dédoublements provisoires de la personnalité. Si en Amérique ce sont surtout des psilocybes qui sont en cause, en Nelle-Guinée, ce sont surtout des Bolets. Au Mexique, ces champignons étaient considérés avec un si grand respect qu'on les appelait «teonanacatl», c'est à dire chair de Dieu. Leur ingestion, dans certaines conditions bien déterminées, permettent de «passer de l'autre côté du miroir», et les visions qu'ils provoquent semblent venir d'un autre monde, de la même façon que la mescaline extraite du cactus Peyotl. Ce chapitre est impossible à résumer, car il est une synthèse serrée de toutes les observations accumulées par l'Auteur qui a déterminé la plupart des espèces, et par divers chercheurs qui dans le monde

Source : MNHN, Paris

entier ont suivi sa trace. Il est vrai que c'était là un chemin encore inédit et capable de réserver des surprises majeures.

Un dernier chapitre sur l'ergotisme met au point définitivement la question. On sait que l'ergot de seigle a provoqué pendant tout le Moyen-âge des épidémies horribles, et il a fallu très longtemps pour en comprendre l'origine. Mais voilà encore un champignon dont la richesse en substances chimiques (douze alcaloïdes différents) a quelque chose de stupéfiant.

L'ouvrage se termine par une série de planches en couleurs de toute beauté. On les doit au pinceau de Michèle BORY et de l'auteur lui-même. Quelques planches en noir et blanc sont également suggestives, en particulier celles qui représentent des toiles d'araignées auxquelles on a fait absorber de la psilocybine. Toutes les toiles sont «détraquées», si l'on peut dire, et que cette substance fasse effet même sur de simples arachnides est bien significatif.

En somme, un livre magnifique et instructif, qui viendra compléter à la meilleure place la bibliothèque de tous les mycologues (ou même des simples curieux) dignes de ce nom.

G. Becker

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

Genetics and Physiology of *Aspergillus*. John E. Smith and John A. Pateman Edit. Academic Press. 1977. London, New York.

Cet ouvrage représente le compte rendu d'un Symposium organisé en 1976 par la «British Mycological Society». Il réunit les travaux de chercheurs qualifiés dans les domaines de la systématique, de la génétique, de la physiologie et de la cytologie des *Aspergillus*.

Comme tous les volumes de ce type, «Genetics and Physiology of *Aspergillus*» n'est donc pas un ouvrage de synthèse mais bien plutôt une réunion de 24 articles, mises au point très actuelles sur les divers thèmes de recherches dont cet important genre est l'objet. La moitié environ des articles traite du métabolisme: métabolisme du Carbone, de l'Azote et leur régulation, ou des synthèses: synthèse des enzymes, de l'acide citrique, itaconitique, itatartrique et enfin des mycotoxines. Ils proposent un bilan des connaissances nouvelles et de l'orientation des recherches.

Mais, et c'est bien là que réside l'originalité de cet ouvrage, la génétique des *Aspergillus* y est abondamment traitée. Le support de ce type de recherches est essentiellement *A. nidulans*. Le cycle complet de la reproduction de cette espèce, avec ses phases, sexuée et asexuée, offre en effet, la possibilité d'obtenir en culture des spores et du mycélium haploïdes et diploïdes, et même du mycélium hétérocaryotique. C'est donc un matériel de choix pour appliquer les méthodes d'analyse génétique classiques. Des cartes de gènes commencent à être réalisées et l'approche de la connaissance des aberrations chromosomiques pourrait aider à maîtriser l'important problème de l'instabilité des souches d'*Aspergillus*. L'hérédité mitochondriale est aussi analysée dans un chapitre fort intéressant où l'on découvre, entre autres, que des mutants extra-nucléaires sont maintenant isolés et répertoriés. La génétique des populations n'est pas exclue de cette étude. Le caractère hétérogène d'une population sauvage d'*Aspergillus nidulans*, décomposable en un ensemble de sous-populations, elles-mêmes formées d'un groupe de souches dont l'évolution peut se faire de façon indépendante, avec peu d'échanges de gènes, viendrait étayer la classification actuelle des *Aspergillus* en groupes d'espèces. Au nombre des chapitres intéressants de ce volume, il ne faut pas omettre celui qui porte sur la culture industrielle de ces champignons (culture en fermenteur), leur utilisation dans les pays orientaux à des fins alimentaires et enfin, quoique brièvement exposé, l'aspect médical.

En résumé ce livre fort intéressant marquera sans doute une étape dans la connaissance des *Aspergillus*. Les chercheurs, les enseignants, voire même les industriels pourront s'y référer. Souhaitons que ce volume qui porte le numéro 1 d'une série, soit suivi de nombreux autres d'un égal intérêt. — M.F. Roquebert.

Source : MNHN, Paris

KARLING J. S. – *Chytridiomycetarum iconographia*, Cramer Ed., 1977, 1 vol. rel. : 414 p.

Il s'agit d'un atlas de mycologie, mais comme il est consacré à des Phycomycètes très souvent parasites des algues, il rendra de grands services aux algologues curieux qui, souvent, rencontrent ces champignons sous l'objectif de leur microscope.

Ce beau volume, grand format, 28 cm x 19 cm, est illustré admirablement par 175 planches. Ce n'est pas seulement un beau livre d'images : un texte bref, mais clair et précis, donne des descriptions de tous les genres (et parfois sous-genres) connus : près de 150. Après une introduction sur la cytologie des zoïdes, l'auteur donne une clef de détermination des familles et sous-familles puis consacre 8 chapitres (plus des 2/3 du volume) aux *Chytridiales* (avec 7 familles et 100 genres); les *Harpochytriales, Blastocladiales, Monoblephariales* font l'objet de 3 chapitres séparés. Enfin le 12e chapitre, en appendice, étudie les *Hyphochytriomycètes*. Le texte, en langue anglaise, sur 2 colonnes, est d'une lecture facile, et donne une synthèse de nos connaissances, qu'il est loisible de compléter grâce à la bibliographie qui accompagne chaque chapitre. Un index des auteurs et des champignons étudiés termine l'ouvrage. Pour les algologues, un seul regret, l'absence d'index alphabétique des hôtes porteurs du parasite. Un livre de travail qui doit prendre place sur la table de tous les botanistes s'intéressant à la biologie des algues. – P. Bourrelly.

E. MULLER et W. LOEFFLER, trad. B. KENDRICK et F. BARLOCHER – Mycology. Thieme Flexibooks, Stuttgart; 306 p., 182 fig., 17 tab., 1976.

La traduction anglaise du précis de Mycologie de Müller et Loeffler, paru pour la première fois en 1968 dans sa version allemande, met à la disposition du plus grand nombre un excellent condensé de la science des Champignons. Destiné avant tout aux étudiants en sciences biologiques et médicales, il offre l'intérêt d'introduire à la connaissance des champignons sous tous les principaux aspects de leur nature et de leurs activités : écologie et physiologie, morphologie et ultrastructure, processus métaboliques, génétique. La mycologie appliquée n'est pas négligée : le bilan bénéfique des champignons au service de l'économie humaine, des industries alimentaires et pharmaceutiques, de l'agronomie, est rapidement exposé, aussi bien que leurs méfaits en tant qu'agents de biodétérioration, et les possibilités de protection contre ces dommages.

La partie systématique de l'ouvrage n'est pas moins riche d'informations méthodiquement exposées. La classification adoptée offre sans doute matière à discussion de la part des spécialistes des divers groupes, elle reflète, tout particulièrement en ce qui concerne les Ascomycètes, la position et les arguments d'une «école» dont, à la suite de GAUMANN, l'auteur principal est un maître éminent. La personnalité du traducteur, elle, s'exprime dans une excellente présentation des champignons imparfaits ou Deutéromycètes.

A l'occasion de cette nouvelle édition, l'ouvrage a été mis à jour pour tenir compte des récentes acquisitions en Mycologie générale et systématique, comme en témoigne la sélection de références bibliographiques fondamentales, où figurent les titres d'ouvrages postérieurs à 1970.

Source : MNHN, Paris

Bien sûr, il n'est pas possible de couvrir toute la mycologie en 300 pages de format de poche et, nous le répétons, l'ouvrage est proposé aux étudiants plutôt qu'aux spécialistes; ce souci pédagogique s'exprime d'ailleurs par des schémas suggestifs et des tableaux récapitulatifs qui éclairent utilement le texte. Mais, sous cette forme condensée, les auteurs ont su faire passer le fruit d'une longue expérience et proposer à la réflexion des mycologues un aperçu très stimulant des multiples problèmes posés par le monde des champignons. — J. Nicot.

Cl. MOREAU — Le Larousse des Champignons. Éditions Larousse, 1978.

Ce très bel ouvrage, d'une présentation particulièrement soignée attire d'emblée les mycologues, amateurs ou spécialistes, toujours avides de consulter un nouveau livre consacré aux champignons. Et chacun y trouvera certainement beaucoup d'intérêt quelle que soit la branche de la mycologie à laquelle il s'attache. Une première partie intitulée «les champignons, nos pires ennemis, nos meilleurs alliés» traite du rôle important de ce groupe d'organismes dans le monde vivant: leur culture, leur utilisation dans l'industrie (chimique ou alimentaire) représentant leur côté bénéfique tandis que leur toxicité ou leurs aptitudes à la destruction constituent l'aspect maléfique de ces mêmes organismes. Leur biologie et ses particularités y est exposée avec une terminologie simple et précise. Un bref exposé systématique commence la deuxième partie de ce livre qui prend alors la forme d'un dictionnaire.

Quelques 500 champignons parmi les plus courants y sont répertoriés. La plupart sont des champignons supérieurs qui intéresseront tout particulièrement les mycophages; d'autres sont des espèces microscopiques, agents pathogènes de l'homme ou des végétaux cultivés, contaminants banals ou microorganismes exploités par l'industrie. Sous les différentes rubriques figurent les noms vernaculaires des champignons, leur position taxinomique, leur description, leur habitat et éventuellement leur comestibilité. La profusion et la diversité des renseignements qu'apporte cet ouvrage rendaient difficile leur classification alphabétique et leur agencement méthodique. Et l'on se trouve parfois un peu dérouté devant l'inégalité de valeur des termes choisis comme têtes de paragraphe. Un index très complet aide cependant le lecteur à retrouver facilement le sujet de ses recherches. Beaucoup d'anecdotes, de références à des croyances populaires en un style clair et concis donnent à ce texte, par ailleurs fort riche, une forme agréable et de lecture aisée. Une illustration d'excellente qualité, sous forme de photographies en couleur et de dessins au trait des plus exhaustifs contribuent enfin à faire de ce Dictionnaire de champignons un très bel ouvrage. A ce titre, il ne manquera pas d'attirer, outre les mycologues, tous ceux qui s'intéressent à ce groupe mystérieux du monde végétal. — M. F. Roquebert.

J. MEYRATH et J.D. BU'LOCK, edit. — Biotechnology and fungal differentiation. Academic Press, 229 p., 1977.

Cet ouvrage collectif rassemble les contributions d'une vingtaine de participants au 4ème colloque de la Fédération des Sociétés européennes de Micro-

Source : MNHN, Paris

biologie, en grande partie consacré aux champignons. Dans l'esprit des organisateurs, la biotechnologie et la microbiologie fondamentale sont deux disciplines étroitement dépendantes. C'est ainsi qu'ont été présentés, outre des exposés techniques sur la conception et le fonctionnement des fermenteurs modernes, sur la production industrielle d'enzymes et la biodégradation de la lignine, une série d'articles fondamentaux qui touchent à divers aspects de la biologie des champignons: la différenciation des structures fongiques (G. TURIAN, Suisse), la nature et les mécanismes de la sporulation des champignons (J.E. SMITH et al., Écosse), la formation des basidiocarpes (G. MANACHERE, France), les aspects génétiques de la différenciation fongique (K. ESSER et al., Allemagne); l'analyse des processus métaboliques concerne plus particulièrement les caractéristiques et le rôle des RNases (G.S. IVANOVA, URSS), et la production des pigments chez les *Monascus* (D. SHEPHERD, Suisse). En conclusion, W.R. STANTON (Malaisie) ébauche une prospective de la microbiologie industrielle; il fait appel à la fois aux industriels et aux microbiologistes, pour que soient mises en valeur les multiples ressources que les champignons sont susceptibles de fournir à l'économie humaine. – J. Nicot.

H.J. BRODIE. – Fungi: Delight of Curiosity. 131 p., 21 fig. University of Toronto Press, 1978.

Après sa récente monographie des Nidulariales, le Dr BRODIE applique ses talents de chroniqueur - nous dirions de conteur - à dévoiler pour des lecteurs non spécialisés quelques unes des merveilles du monde des Champignons. *Pilobolus, Cyathus, Sphaerobolus*, Hydne corail, offrent à l'auteur l'occasion de célébrer la beauté des formes et de la matière, l'adaptation précise des structures aux fonctions les plus complexes. Quelques chapitres moins spectaculaires révèlent la nature, les modalités d'existence et les fonctions des champignons, de la vie du mycélium caché dans le sol jusqu'à l'épanouissement du «chapeau» recherché des amateurs. Au passage, on découvre les Laboulbéniales et leur étrange localisation sur les insectes; on est invité à méditer sur les «jardins de champignons» des fourmis; on aborde la génétique et la pathologie avec les malformations dont souffrent les champignons.

Cette promenade rapide à travers le monde fongique n'est pas que simple divertissement d'esthète ou de poète; elle est riche d'informations biologiques précises; elle incite le lecteur à la réflexion et peut l'engager à une étude plus approfondie des sujets rapidement abordés. Un glossaire des termes scientifiques inévitablement employés et une sélection de références bibliographiques fondamentales l'aideront dans cette démarche.

Peu de savants auteurs sont capables, comme le Dr BRODIE, d'allier la compétence scientifique, la rigueur de la démarche intellectuelle, aux facilités d'un style direct et clair, teinté d'humour et d'enthousiasme. La formule de ces petits ouvrages maniables, de lecture agréable, «séduisants» pour tout dire, n'est sans doute pas à dédaigner si on veut attirer le plus grand nombre à l'étude difficile, mais passionnante, d'un groupe d'organismes si riche et si complexe. – J. Nicot.

Source : MNHN, Paris

TABLE DU TOME QUARANTE DEUX

ABILY B. – voir THOUVENOT D.

BECKER G. – Une trajectoire 65

BECKER G. – Les Amanites et les Mulets 149

BECKER G. – Avec l'aide du temps 263

CAILLEUX R. & DIOP A. – La fructification du *Pleurotus Eryngii* en conditions de culture non stériles et ses incidences pratiques 1

CODRON D. – Étude ultrastructurale de la formation des éciospores chez le *Puccinia urticae-caricis* Kleb. 77

CONSTANTINESCU O. – Polymorphism of *Mycocentrospora acerina* conidia 105

DIOP A. – voir CAILLEUX R.

DIROL D. – Étude in vitro de la colonisation et de la dégradation structurale du bois d'aubier de Pin sylvestre par la Mérule : *Serpula lacrymans* Schum ex Fr. S. F. Gray 277

GAIKWAD Y.B. – voir TILAK S.T.

HEIM R. – Les champignons : objets sacrés ou sataniques 359

JANEX-FAVRE M.C. – Formation et évolution des ascospores chez le *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fries 265

JAYARAMA BHAT D. – voir SUBRAMANIAN C.V.

LOCQUIN-LINARD M. – Un nouvel Ascomycète coprophile de la famille des Sordariaceae : *Podospora minicauda* Faurel et Locquin-Linard 341

MANACHERE G. – Morphogénèse des carpophores de Basidiomycètes supérieurs. Connaissances actuelles 191

MARTINEZ A.T. & RAMIREZ C. – Quelques moisissures du genre *Penicillium*, dignes d'être notées 97

MOREAU M. – La mycoflore des bouchons de liège. Son évolution au contact du vin ; conséquences possibles du métabolisme des moisissures 155

MOREAU M. – voir THOUVENOT D. et ABILY B.

RAMIREZ C. – voir MARTINEZ A.T.

ROQUEBERT M. F. – Conidiogenèse et conidies chez *Spegazzinia tessarthra* (Berk. et Curt.) Sacc. 309

SUBRAMANIAN C.V. & JAYARAMA BHAT D. – Peethambara, a new genus of the Hypocreales 49

SUBRAMANIAN C.V. et JAYARAMA BHAT D. – Developmental morphology of Ascomycetes. III. *Monographella nivalis* 293

THOUVENOT D., ABILY B. et MOREAU M. – Évaluation de la croissance fongique au cours du compostage du lisier de porc 347

TILAK S.T. & GAIKWAD Y.B. – Contribution to our knowledge of Ascomycetes of India. XXXV 41

Source : MNHN, Paris

VIENNOT-BOURGIN G. — Origine et nature de la mycocécidie provoquée par le *Sphacelotheca cruenta* 253
VIENNOT-BOURGIN G. — Les rouilles des *Medicago* 321
YEN J.M. — Étude sur les champignons parasites du Sud-Est asiatique. XXV. Les *Cercospora* de Formose 57
YEN J.M. — Étude sur les champignons parasites du Sud-Est asiatique. XXVII. Onzième note sur les *Cercospora* de Malaisie 143
ZAMBETTAKIS Ch. — La sexualité chez les Ustilaginales. Deuxième partie 13
ZAMBETTAKIS Ch. — La sexualité chez les Ustilaginales. Bibliographie 113

Volume Jubilaire

dédié au Professeur Marius CHADEFAUD (1977)

A l'occasion du jubilé scientifique du Professeur Marius CHADEFAUD, des articles de Mycologie, Algologie et Lichénologie ont été réunis en un volume.

Quelques exemplaires de cet ouvrage de 700 pages restent disponibles au prix de 200 F.

Les commandes peuvent être adressées au Laboratoire de Cryptogamie
9, Quai St Bernard
75005 Paris

Commission paritaire n° 58611 22 novembre 1976
Dépôt légal : n° 645 - Novembre 1978 - Imp. Vial, 91410 Dourdan

Source : MNHN, Paris